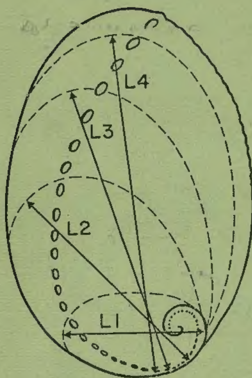
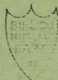
# HALIOTIS

1982 - VOL. 12

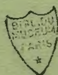



## Croissance et Production chez les Mollusques



SOCIÉTÉ FRANÇAISE DE MALACOLOGIE

n° ISSN 0397.765 X



SOCIETE FRANCAISE DE MALACOLOGIE
fondée en 1969

*SIEGE SOCIAL : 55, rue de Buffon, 75005 PARIS - Tél. 331-38-95*

COMPOSITION DU CONSEIL D'ADMINISTRATION POUR L'ANNEE 1982



La Société Française de Malacologie a été fondée le 29 janvier 1969. Elle a pour but d'encourager, de développer toute étude concernant les Mollusques actuels et fossiles, de faciliter les relations entre les malacologistes et de les documenter sur les recherches en cours dans les différents laboratoires de France ou d'autres pays. L'association est dirigée par un Conseil d'Administration de douze membres élus pour trois années par l'Assemblée Générale ordinaire.

Les demandes d'adhésion sont ratifiées par le Conseil d'Administration ; aucune condition particulière n'est exigée pour être membre, personne physique ou personne morale. Le montant annuel de la cotisation sera, à partir de 1979, de 75 F pour les personnes physiques (non étudiants), 50 F pour les étudiants, 100 F pour les personnes morales (Laboratoires, Bibliothèques, Librairies, Sociétés ...), 10 F pour le bulletin "ELONA". Les demandes des anciens numéros d'Haliotis sont fixées à 100 F.

Chaque membre de la Société reçoit : 1°) la revue "HALIOTIS" (1 volume de 1 ou 2 numéros, séparés ou reliés, par an). 2°) le bulletin "ELONA" (1 numéro par an). 3°) des circulaires d'informations. 4°) des circulaires bibliographiques (travaux malacologiques reçus au Siège social de la S.F.M.

Toute demande d'adhésion ou de renseignements doit être adressée au Secrétariat de la Société.


Directeur de la publication : le Président de la S.F.M.

Secrétaires de rédaction et Gérants du volume : Claude POIZAT et Nardo VICENTE.

Imprimé à Marseille
Faculté des Sciences et Techniques
St-Jérôme - 13013 Marseille.

Dépôt légal : 4° Trimestre 1982

HALIOTIS 1982 - Vol. 12

## ERRATUM

Une erreur de pagination s'est glissée dans l'article de Henry CHEVALLIER (p. 26 à 46).

La page 42 devient p. 38,
puis p. 38 " p. 39,
p. 39 " p. 40,
p. 40 " p. 41,
p. 41 " p. 42.



# HALIOTIS

1982 - VOL. 12

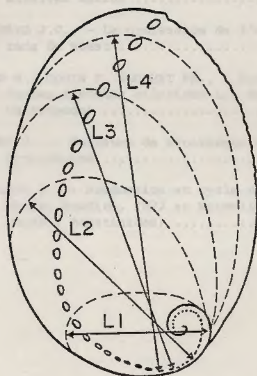



## Croissance et Production chez les Mollusques

SOCIÉTÉ FRANÇAISE DE MALACOLOGIE

# HALIOTIS

1982 - VOL. 12




## Croissance et Production chez les Mollusques

SOCIÉTÉ FRANÇAISE DE MALACOLOGIE

n° ISSN 0397.765 X

# S O M M A I R E

Pages

HALIOTIS, 12, 1982
p. 3 à

# CROISSANCE ET PRODUCTION D'*Abra ovata* DANS DEUX ETANGS LANGUEDOCIENS : L'ETANG DU PREVOST et L'ETANG DE MAUGUIO

par

Olivier GUELORGET et Catherine MAZOYER-MAYERE

Laboratoire d'Hydrobiologie
Université des Sciences et Techniques du Languedoc
34060 MONTPELLIER CEDEX

RESUME :

L'objet de l'étude est de comparer les populations du bivalve *Abra ovata* dans deux étangs voisins du littoral languedocien : les étangs du Prévost et de Mauguio. Des prélèvements mensuels répartis en 5 stations ont permis de suivre l'évolution de la densité et de la croissance des peuplements.

Le nombre d'individus, très variable suivant les zones dans un même étang, atteint au plus 4 800 individus/m$^2$ dans l'étang de Mauguio et 1 220 individus/m$^2$ dans l'étang du Prévost.

*Abra ovata* présente une croissance 2 fois plus rapide dans l'étang de Mauguio.

Les valeurs de biomasse et de production présentent de grands écarts entre les étangs puisqu'elles sont respectivement 20 et 17 fois supérieures en moyenne dans l'étang de Mauguio. C'est ainsi que la production annuelle varie de 0,9 à 1,8 g/m$^2$/an dans l'étang du Prévost et de 16,7 à 35,4 g/m$^2$/an dans l'étang de Mauguio.

## INTRODUCTION :

Le mollusque pélécypode, *Abra ovata*, se rencontre en abondance dans les lagunes côtières méditerranéennes et en particulier dans les étangs bordant le Golfe du Lion.

Sa répartition est liée à la présence d'un substrat vaseux dans lequel il vit enfoui. Toutefois, son enfoncement n'excède jamais 5 cm.

Cette espèce, largement eurytherme et euryhaline, supporte des salinités comprises entre 10 et 62‰ (MARS, 1966).

### 1. Matériels et méthodes

*Abra ovata* a été étudié dans deux étangs voisins du littoral languedocien : les étangs du Prévost et de Mauguio. Le premier, décrit par GUELORGET et MICHEL (1976) s'étend sur 380 hectares. Cette lagune de première ligne communique largement avec la mer par un grau (canal permanent reliant l'étang à la mer).

L'étang de Mauguio, beaucoup plus vaste, couvre une superficie de 3 200 ha et constitue un milieu relativement fermé bien qu'il communique avec la mer par un grau long et étroit.

L'étude de la dynamique des populations d'*Abra ovata* a été entreprise à 3 stations dans l'étang du Prévost et 2 dans l'étang de Mauguio (Fig. 1).

Dans l'étang du Prévost :

- la station 16, située non loin du grau, est sous l'influence directe des courants

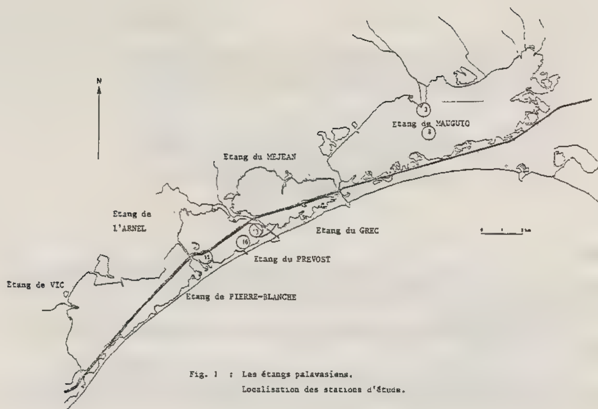
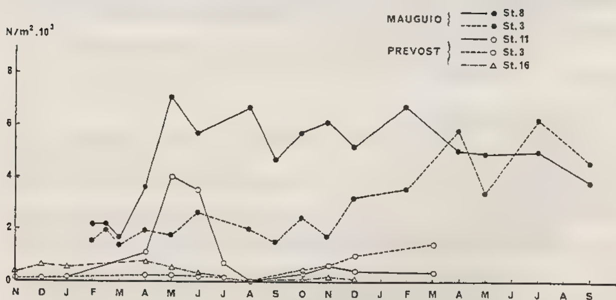



Fig. 1 : Les étangs palavasiens.
Localisation des stations d'étude.

Fig. 2 : Evolution de la densité d'*Abra ovata* dans les étangs de Mauguio et du Prévost.



marins ; la salinité élevée oscille entre 30 et 38‰. Le substrat est constitué de sables vaseux.

- les stations 3 et 11 implantées dans les extrémités lagunaires Est et Ouest. Les marges de salinité sont importantes puisqu'elle varie de 17 à 40‰.

Dans l'étang de Mauguio :

- La station 8 est située dans la partie centrale de l'étang où la profondeur atteint 1,50 m. Le substrat est constitué d'une vase molle coquillère.

- La station 3 est implantée près de la bordure Nord au débouché d'une rivière permanente : le Salaison. Le fond, formé d'un sable vaseux coquiller plus ou moins compact est recouvert par 0,50 m d'eau.

La partie médiane de l'étang où sont localisées les 2 stations d'étude constitue une zone tampon entre la partie Ouest à salinité élevée (18‰) et la partie Est dessalée (2 à 7‰).

A chaque station, 5 échantillons de 0,1 $m^2$ de surface sont prélevés mensuellement puis colorés au rose Bengale et fixés au formol. Les mollusques sont ensuite mesurés selon l'axe antéro-postérieur puis pesés en poids sec décalcifié après passage à l'étuve à 105°C pendant 48 heures.

Les valeurs de densités sont exprimées en nombre d'individus/$m^2$ ; les biomasses et les productions en $g/m^2/an$.

2. Densité et recrutement des populations

*Abra ovata*, espèce strictement lagunaire, présente une vaste répartition dans les étangs mais disparaît dans les zones franchement continentales telles que la zone extrême Est de l'étang de Mauguio et dans les zones submarines (GUELORGET et MAYERE, 1980 et 1981).

Toutefois, la densité est extrêmement variable suivant les zones d'un même étang d'une part et entre les deux étangs d'autre part (Tableau 1). En effet, la densité est en moyenne 6 fois plus forte dans l'étang de Mauguio où elle atteint 4 812 individus/$m^2$ dans le centre (St. 8).

A l'intérieur d'une même lagune comme celle du Prévost, le rapport entre les densités observées est au maximum de 6 : il n'est que de 2 entre les stations 3 et 8 de l'étang de Mauguio.

Tableau 1 : Densités annuelles moyennes d'*Abra ovata*

| Etangs | Prévost | | | Mauguio | |
|---|---|---|---|---|---|
| Stations | 16 | 11 | 3 | 8 | 3 |
| Densités/$m^2$ | 312 | 1 220 | 199 | 4 812 | 2 141 |

Ainsi, *Abra ovata* semble trouver un biotope favorable dans l'étang de Mauguio où les conditions hydrologiques et halines en particulier, sont stables et homogènes alors que l'étang du Prévost enregistre de brusques fluctuations en relation avec les échanges à travers le grau.

La figure 2 visualise l'image des fluctuations de la densité. Le recrutement, étalé dans le temps, a lieu principalement au printemps (mois de mai) dans les zones typiquement lagunaires comme les stations 8 de Mauguio et 11 du Prévost. Ces 2 stations, éloignées des principaux courants, se rapprochent par leur caractère de confinement dû à leur isolement soit géographique (st. 11), soit bathymétrique (st. 8).

A l'opposé, dans les régions soumises à des courants (station 3 et 16 du Prévost et 3 de Mauguio), on assiste à une dispersion des larves dont la concentration varie suivant les années. Ainsi, le recrutement, pratiquement inexistant la première année à la station 3 de l'étang de Mauguio, est en revanche très fort durant la seconde année d'étude.

Alors que les étangs présentent des similitudes en ce qui concerne le recrutement, une différence essentielle réside dans le fait que l'étang du Prévost est sujet chaque été à des crises dystrophiques (déséquilibre due à la dégradation de la matière organique, avec passage en anaerobiose et développement de populations bactériennes) qui provoquent la disparition totale des populations. Ce phénomène a une ampleur moindre dans l'étang de Mauguio d'où une relative stabilité des populations d'*Abra ovata*.

Ainsi, l'étang du Prévost, à la fois petit et laminaire est sujet à de brusques variations hydrologiques en fonction des facteurs climatiques tandis que l'étang de Mauguio, beaucoup plus vaste et plus profond présente une certaine inertie.

La période automnale voit la reprise du recrutement en particulier dans l'étang du Prévost.

La disparition cyclique des populations dans cet étang a pour conséquence l'installation d'une seule génération par an.

En revanche, dans l'étang de Mauguio on est amené à identifier trois cohortes par leurs caractères biométriques.

### 3. Croissance

- croissance de longueur

Nous avons suivi l'évolution de la taille moyenne (diamètre antéro-postérieur maximal) des individus de chaque sous-population au cours de la période d'échantillonnage (Fig. 3).

On note tout d'abord que la vitesse de croissance qui diffère notablement suivant les zones dans l'étang du Prévost, est en revanche proche aux deux stations de l'étang de Mauguio : dans le premier, seuls les individus de la station 3 présentent une croissance forte d'environ 1 mm par mois alors qu'ils conservent une taille réduite dans les autres stations. En revanche, dans l'étang de Mauguio, les cohortes II dont la taille initiale est semblable (2,5 mm) aux deux stations acquièrent en un an 9,5 mm (station 8) et 12,5 (st. 3).

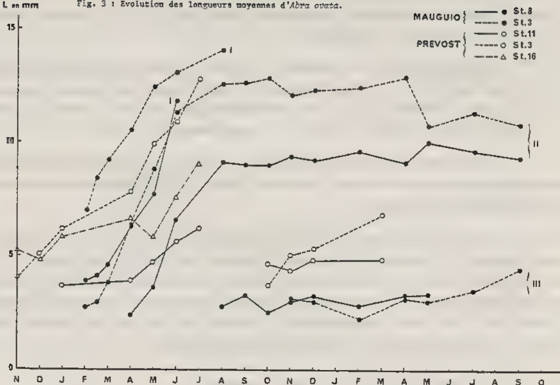



Fig. 3 : Evolution des longueurs moyennes d'*Abra ovata*.

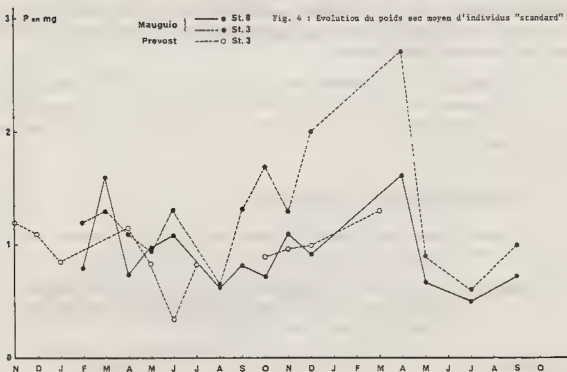



Fig. 4 : Evolution du poids sec moyen d'individus "standard" de 5 mm.

*Abra ovata* présente donc une croissance différentielle suivant les zones dans l'étang du Prévost et par contre une certaine homogénéité en ce qui concerne l'accroissement des individus dans l'étang de Mauguio.

La croissance apparaît également 2 fois plus rapide dans l'étang de Mauguio par rapport à celle observée à la station 3 du Prévost. Cette vitesse de croissance maximale dans l'étang de Mauguio semble liée à la biomasse phytoplanctonique très élevée puisqu'elle avoisinait en 1977, 50 mg/$m^3$ dans le centre de la lagune (HENARD et VAULOT, 1979).

Ainsi, *Abra ovata*, espèce supensivore, présente un accroissement important dans cet étang caractérisé par une eutrophie intense en particulier au printemps, période de croissance maximale pour les bivalves.

Dans l'étang du Prévost, *Abra ovata* disparaît en été sans avoir pu atteindre sa longueur maximale. En revanche, dans l'étang de Mauguio, les individus parviennent à leur taille maximale dès le mois d'août pour ensuite conserver cette longueur durant tout le reste de la période d'étude (Fig. 3). Cette taille maximale est toutefois inférieure de 3 mm au centre de l'étang (st. 8) par rapport à la station 3 de bordure, située dans une zone de courants et en face d'un émissaire assurant des apports nutritifs importants.

- Variation du poids d'un animal "standard"

Les relations $W = aL^b$ reliant la longueur L au poids sec W établies chaque mois, ont permis de calculer le poids d'un animal "standard" de 5 mm et ainsi de suivre la condition de cet individu (c'est-à-dire les variations pondérales en fonction des rythmes saisonniers : alimentation, conditions hydrologiques...).

Les individus de 5 mm présentent une bonne condition (Fig. 4) au début du printemps (mars, avril) en particulier à la station de bordure (st. 3) de l'étang de Mauguio) en liaison avec l'abondance des apports nutritifs (poussée phytoplanctonique, matière organique rejetée par l'émissaire).

### 4. Biomasse, production et productivité

Le tableau 2 donne les estimations calculées sur un an de la biomasse moyenne et de la production d'*Abra ovata* à chaque station.

Tableau 2 : Biomasse moyenne $\bar{B}$, production P, exprimées en grammes de poids sec décalcifié par $m^2$ et productivité P/$\bar{B}$. La production est calculée avec la méthode MASSE (1968) dérivée de celle de BOJSEN-JENSEN (1919) à partir de données mensuelles.

| ETANGS | PREVOST | | | MAUGUIO | |
|---|---|---|---|---|---|
| Stations | 16 | 3 | 11 | 8 | 3 |
| $\bar{B}$ | 0,55 | 0,70 | 0,85 | 14,97 | 13,68 |
| P | 0,95 | 1,75 | 1,81 | 35,44 | 16,75 |
| P/$\bar{B}$ | 1,73 | 2,50 | 2,13 | 2,37 | 1,22 |

Fig. 5 : Evolution de la biomasse d'*Abra ovata*.

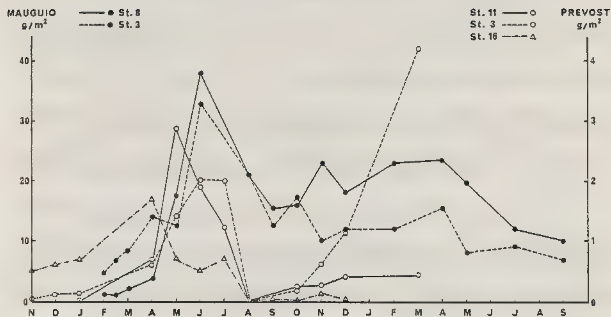
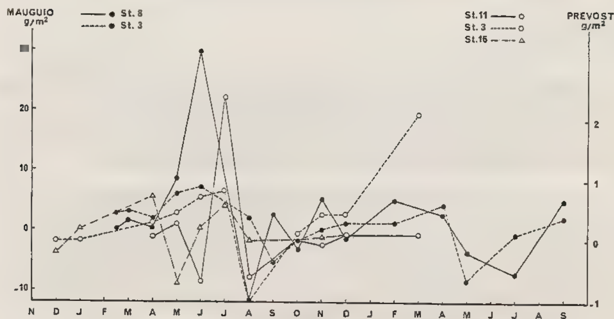



Fig. 6 : Evolution de la production d'*Abra ovata*.



Les populations d'*Abra ovata* présentent des valeurs de biomasse similaires au sein d'une même lagune : 0,7 g/m$^2$ en moyenne dans l'étang du Prévost et 14,3 g/m$^2$ dans l'étang de Mauguio. Ce dernier présente donc une biomasse 20 fois supérieure. De même, la production y est 17 fois plus importante que dans l'étang du Prévost tandis qu'au sein de chacune des lagunes, le rapport entre les valeurs de biomasse et de production est au plus égal à 2.

Ainsi l'écart entre les étangs s'accentue à l'analyse de ces résultats puisque le rapport entre les densités était de 6 seulement.

Le nombre très élevé des individus dans l'étang de Mauguio ainsi que leur croissance rapide explique aisément cette différence conséquente entre les étangs.

Cependant, l'analyse de la productivité nuance ces résultats. En effet, elle avoisine la valeur de 2 partout sauf à la station 3 de l'étang de Mauguio où le rapport $P/\bar{B}$ est plus faible (1,2).

Ainsi, bien que la biomasse et la production culminent dans l'étang de Mauguio, la vitesse de renouvellement de la biomasse calculée par le rapport $P/\bar{B}$ est également rapide rapide dans l'étang du Prévost où les populations de juvéniles sont dans une phase de développement courte mais explosive qui tend à compenser les densités élevées des populations plus âgées de l'étang de Mauguio.

Les variations de biomasse et de production sont similaires dans les deux biotopes (Fig. 5 et 6). Le maximum printanier, conséquence des poussées planctoniques, précède une baisse sensible en été particulièrement nette dans l'étang du Prévost. La période automnale voit une reprise dans la fabrication de matière organique par les mollusques.

## CONCLUSION

L'étude comparative des populations d'*Abra ovata* dans deux étangs spatialement voisins permet de mettre en lumière les similarités et les différences existant entre les lagunes d'une part et entre les différentes zones d'un même étang d'autre part.

Le cycle biologique d'*Abra ovata* est similaire dans les étangs du Prévost et de Mauguio. Le recrutement, étalé sur plusieurs mois, est maximum au printemps.

Mais des différences très importantes s'observent en ce qui concerne la densité, la croissance, la biomasse et la production. Ainsi, on dénombre en moyenne 6 fois plus d'individus dans l'étang de Mauguio où la densité culmine à la station 8 avec 4800 individus/m$^2$. A l'intérieur d'un même étang, le rapport entre les diverses zones est au plus de 6 dans l'étang du Prévost (1 220 à 199 individus/m$^2$) et de 2 dans celui de Mauguio. De même, la biomasse est en moyenne 20 fois supérieure dans l'étang de Mauguio avec 14,3 g/m$^2$ alors qu'elle atteint 0,7 g/m$^2$ seulement dans l'étang du Prévost.

*Abra ovata*, mollusque benthique endogée, a été choisi pour son appartenance stricte au milieu lagunaire qui fait de lui un indicateur biotique très fin pour comparer plusieurs milieux. Il apparaît comme un descripteur excellent du milieu lagunaire dont il intègre dans son développement, les caractéristiques sédimentologiques, hydrobiologiques, trophiques... ainsi que les variations au cours du temps.

Ainsi, *Abra ovata*, très répandu dans toutes les lagunes côtières, s'affirme comme une espèce de choix pour l'évaluation des potentialités d'un ou plusieurs biotopes, grâce à l'analyse dynamique et pondérale des populations.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES


BOJSEN-JENSEN, 1919 - Valuation of the Limfjord. 1 Studies on the fish food in the Limfjord. *Rep. Dan. Biol. Stat., 26, 1-44.*

HENARD D. et VAULOT D., 1979 - Production primaire de l'étang de l'Or. *D.G.R.S.T., action concertée "Etangs méditerranéens", réunion du 18 et 19 janvier 1979, Montpellier.*

GUELORGET, O. et MAYERE C., 1980 - Croissance, biomasse et production d'*Abra ovata* dans l'étang de Mauguio (Hérault). *Comm. CIESM, octobre 1980.*

GUELORGET O. et MAYERE C., 1981 - Croissance, biomasse et production d'*Abra ovata* dans l'étang du Prévost (Hérault). *Comm. Colloque U.O.F., mars 1981.*

GUELORGET O. et MICHEL P., 1976 - Recherches écologiques sur une lagune saumâtre méditerranéenne, l'étang du Prévost (Hérault). I Le milieu (95 p.) II Les peuplements benthiques (122 p.). *Thèse 3e cycle, USTL, Montpellier.*

MARS P., 1966 - Recherche sur quelques étangs du littoral méditerranéen et sur leurs faunes malacologiques. *Vie et Milieu, suppl. n°20, 359 p.*

MASSE H., 1968 - Sur la productivité des peuplements marins benthiques. *Cah. Biol. mar. IX,* 363-372.

HALIOTIS, 12, 1982
p. 13 à 20.

# NOMBRE D'OEUFS PAR PONTE, DUREE D'INCUBATION ET CROISSANCE EN LABORATOIRE DE *HELIX POMATIA* L. (GASTROPODA : PULMONATA).

par

Claude VINCENT[1], Armand DERAY[1], Jack ENEE[1], Maurice CLERC[2], Marie-Hélène JUGAND[2], François JUGAND[2], Danielle BOLZONI[1]

[1]*Laboratoire de Zoologie et Embryologie, LA CNRS n° 040310, Faculté des Sciences, place Maréchal Leclerc, 25030 BESANCON CEDEX*

[2]*Héliciculteurs S.E.E.H.*

ABSTRACT : NUMBER OF EGGS, LENGTH OF INCUBATION PERIOD AND GROWTH UNDER LABORATORY CONDITIONS OF *HELIX POMATIA* (GASTROPODA : PULMONATA).

The number of eggs laid and the length of incubation period in *Helix pomatia* was studied in snails reared under laboratory conditions and snails collected from the field.

Study of growth of shell diameter and snail weight, from birth to sexual maturity, indicate that there are three phases of growth.

RESUME :

Chez *Helix pomatia*, le nombre d'oeufs pondus et leur durée d'incubation ont été étudiés à partir de pontes obtenues dans des conditions naturelles et au laboratoire.

L'étude de la croissance du diamètre de la coquille et du poids de l'Escargot, de la naissance à la maturité sexuelle, montre l'existence de trois phases de croissance.

## INTRODUCTION :

Les deux principales espèces d'Escargots consommées en France sont l'Escargot Petit Gris (*Helix aspersa*) et l'Escargot de Bourgogne (*Helix pomatia*). Depuis MEISENHEIMER (1912), de nombreuses études ont été réalisées sur l'écologie, le comportement et l'exploitation d'*Helix pomatia* (revue WELCH et POLLARD, 1977 ; POLLARD et WELCH, 1980 ; BLANC et BUISSON, 1980). Par contre, si la croissance de l'Escargot Petit Gris est relativement bien connue et maîtrisée (CHARRIER et DAGUZAN, 1978 ; GOMOT et ENEE, 1980 ; DAGUZAN, 1981 ; GOMOT et coll., 1982), on possède peu de données sur les mêmes phénomènes chez *Helix pomatia*.

L'objet de ce travail préliminaire a donc été de noter le nombre d'oeufs des pontes, le pourcentage d'éclosion et la durée d'incubation d'Escargots de Bourgogne élevés dans la nature et au laboratoire. La croissance pondérale et diamétrale de ces Escargots a été suivie en laboratoire dans des conditions d'activité permanente de la croissance aux premiers accouplements observés.

## MATERIEL ET METHODES :

### 1. Ponte et éclosion

Les oeufs utilisés dans l'expérience ont des origines différentes :

. une série (série L = 6 pontes) a été obtenue au laboratoire à partir de géniteurs

prélevés dans la nature et élevés dans des boîtes de plexiglas ;

. trois séries ont été fournies par la S.E.E.H.[1] après récolte de pontes dans des parcs d'élevage de plein air

- une série (série A = 18 pontes) provenant de La Motte Servolex (Savoie),
- une série (série B = 36 pontes) provenant de Bonneval (Savoie),
- une série (série S = 17 pontes) provenant de Seez (Savoie).

Les séries d'oeufs ont été mises à incuber au laboratoire après récolte et comptage des oeufs. L'incubation a lieu à l'obscurité à 20° C dans des pots contenant du terreau humidifié.

Le taux d'éclosion a été apprécié en faisant le rapport du nombre de naissances par le nombre d'oeufs de la ponte. La date de naissance déterminant la durée d'incubation est celle de l'apparition des premiers Escargots à la surface de la terre du pot d'incubation.

L'analyse des différences entre les séries a été effectuée par un test d'analyse de naissances.

2. Croissance

Pour la croissance d'*Helix pomatia*, 720 Escargots provenant des oeufs des séries A, B et S ont été suivis de la naissance aux premiers accouplements.

Ces Escargots ont été tirés au sort et répartis en 24 lots de 30 animaux en respectant leurs origines.

Les lots ainsi formés sont placés à 20° C dans des boîtes de plexiglas leur assurant un volume de 11,5 $dm^3$/lot qui s'était révélé satisfaisant pour l'élevage d'*Helix aspersa* (GOMOT et ENEE, 1980). Les Escargots maintenus en humidité constante (élevage sur papier constamment humide occupant toute la surface du fond de la boîte) sont nettoyés deux fois par semaine et nourris tous les jours à la farine Sanders distribuée *ad libitum*.

Les Escargots sont pesés à intervalles réguliers (7, 14 jours) à l'aide d'une balance Mettler M30 (précision 1/10 000e g) et mesurés, soit à l'aide d'un micromètre optique (1/100 mm), soit à l'aide d'un pied à coulisse (1/10 mm).

La croissance est appréciée en traçant la courbe du logarithme du poids (en mg) ou du diamètre (en 1/10e mm) en fonction du temps.

Nous avons représenté, d'une part de façon empirique la courbe de croissance d'un Escargot choisi au hasard parmi des Escargots repérés et marqués, d'autre part la croissance globale de la population d'*Helix pomatia* évaluée en effectuant une régression linéaire des logarithmes des moyennes paramétriques de chaque lot en fonction du temps.

Pour chaque courbe, nous avons calculé un taux de croissance pondérale (Kp) et de croissance diamétrale (KD) selon la formule

$$Kp = \frac{\log_e P_2 - \log_e P_1}{\Delta t}$$

$P_1$ : poids Escargot au temps $t_1$

$P_2$ : poids Escargot au temps $t_2$

$$KD = \frac{\log_e D_2 - \log_e D_1}{\Delta t}$$

$D_1$ : diamètre Escargot au temps $t_1$

$D_2$ : diamètre Escargot au temps $t_2$

$\Delta t$ : $t_2 - t_1$

[1]Savoisienne d'Etude et d'Elevage Hélicicoles.

## RESULTATS

### 1. Ponte et éclosion

a) Nombre d'oeufs :

Les résultats sont représentés sur la Fig. 1.

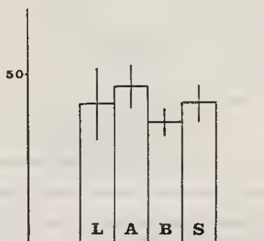



Fig. 1 : Nombre moyen d'oeufs par ponte en fonction de l'origine des pontes.

Le nombre d'oeufs ne diffère pas significativement en fonction de l'origine des pontes et est compris entre 30 et 50 par ponte.

b) Pourcentage d'éclosion :

Les résultats sont représentés sur la Fig. 2.

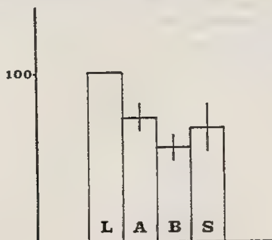



Fig. 2 : Pourcentage moyen d'éclosion par ponte en fonction de l'origine des pontes.

Par rapport au Laboratoire, les pontes des séries A, B, S montrent un taux d'éclosion significativement inférieur de 30 %.

c) Durée d'incubation :

Les résultats sont représentés sur la Fig. 3.

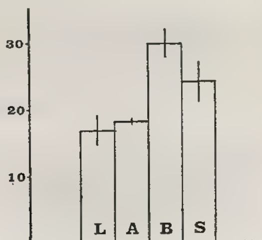



Fig. 3 : Durée moyenne d'incubation en fonction de l'origine des pontes.

On observe une variation très importante de la durée d'incubation selon l'origine des pontes. Les séries B, S diffèrent significativement des séries L, A.

2. Croissance

a) Croissance d'un Escargot :

Les résultats sont représentés sur la Fig. 4.

La croissance pondérale de l'Escargot choisi se caractérise par trois phases correspondant à trois taux de croissance différents (phase 1 (0-68 j) : $Kp = 54 \times 10^{-3}$ ; phase 2 (68-134 j) : $Kp = 17 \times 10^{-3}$ ; phase 3 (134-166 j) : $Kp = 5 \times 10^{-3}$).

La croissance diamétrale ne montre que deux phases (phase A (0-73 j) : $KD = 15 \times 10^{-3}$ ; phase B (73-166 j) : $KD = 5 \times 10^{-3}$).

A 68 jours, l'Escargot mesure 2,61 cm et pèse 6,1 g. A 134 jours, l'Escargot mesure 3,63 cm et pèse 19 g.

L'Escargot choisi s'est accouplé au 160e jour.

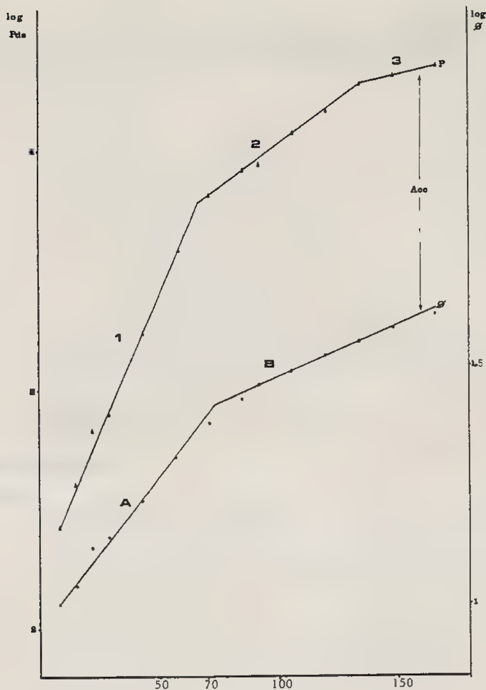



Fig. 4 : Croissance d'un Escargot repéré.

Acc : jour d'accouplement de l'Escargot suivi.

b) Croissance globale de la population :

Les résultats sont représentés Fig. 5.

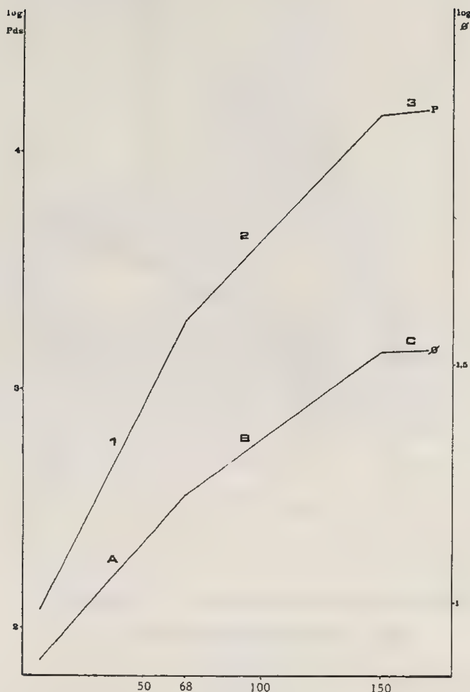



Fig. 5 : Croissance globale.

La croissance pondérale globale se caractérise par trois phases (phase 1 (0-68 j) : Kp = $48 \times 10^{-3}$ ; phase 2 (68-150 j) : Kp = $25 \times 10^{-3}$ ; phase 3 (150-170 j) : Kp = $4 \times 10^{-3}$).

La croissance diamétrale se caractérise également par trois phases (phase A (0-68 j) : KD = $14 \times 10^{-3}$ ; phase B (68-150 j) : KD = $8,5 \times 10^{-3}$ ; phase C (150-170 j) KD = $2 \times 10^{-3}$).

A 68 jours, le poids moyen est de 1,905 g et le diamètre moyen de 1,69 cm. A 150 jours, le poids moyen est de 14,1 g et le diamètre moyen de 3,34 cm.

L'histogramme de fréquence des poids des Escargots (Fig. 6), réalisé à 150 jours, montre que 68 % des animaux dépassent 10 g.

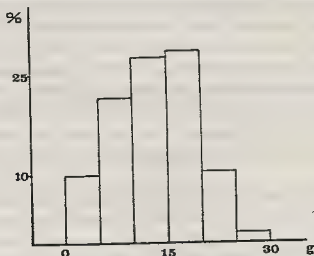



Fig. 6 : Répartition des Escargots selon leur poids au 150e jour (obtenue sur 450 Escargots).

A 170 jours, 28 Escargots se sont accouplés et l'expérience est arrêtée pour permettre leur ponte.

A la fin de l'expérience, la mortalité est inférieure à 3 %

DISCUSSION - COMMENTAIRES

1. Ponte

Il est possible de suivre des éclosions à partir de pontes prélevées dans le sol ou obtenues au laboratoire. Les résultats montrent que le nombre moyen d'oeufs obtenus dans les 4 cas (L = 41,6 ; A = 46,8 ; B = 36 ; S = 41,4) ne diffère pas statistiquement et on peut considérer que le nombre d'oeufs par ponte d'*Helix pomatia* dans les régions choisies est compris entre 40 et 45 oeufs, ce qui diffère des chiffres donnés par DUNCAN (1975) qui sont de 60-65 oeufs.

Le pourcentage d'éclosion n'est toutefois pas identique. S'il atteint 100 % dans les pontes obtenues au laboratoire, il est seulement de 60 % dans les pontes (A, B, S) prélevées dans la nature (respectivement 74 %, 56 %, 68 %). De même, la durée d'incubation diffère suivant qu'il s'agit de pontes obtenues au laboratoire (16,5 j) ou provenant de la nature (18 j, 29 j, 24 j).

Plusieurs facteurs semblent être la cause de ce phénomène.

L'éloignement du lieu de ramassage des pontes obtenues dans la nature (Savoie) impliquant un transport au laboratoire (Besançon) relativement long, il y a eu tassement et dessication partielle de la terre et des oeufs contenus dans les récipients de ramassage. Cette dessication, suivie d'une réhumidification à la mise en incubation, a probablement occasionné des modifications de l'hydratation des oeufs. Cette succession de "chocs" mécaniques et hydriques représente sans doute les causes de la baisse du taux d'éclosion. Du point de vue pratique, il semble, à l'heure actuelle, préférable de transporter des Escargots nouveau-nés plutôt que des pontes.

2. Croissance

La croissance en laboratoire d'*Helix pomatia* présente trois phases. Ce résultat est comparable à celui observé dans les mêmes conditions chez *Helix aspersa* (GOMOT et ENEE, 1980). Toutefois, chez *Helix aspersa*, les phases ont une durée supérieure et un taux de croissance inférieur. Dans le cas de l'Escargot repéré, la croissance diamétrale ne montre que deux phases. L'Escargot semble capable de se reproduire avant d'avoir atteint son diamètre maximum. Ce comportement rejoint les observations faites sur les Stylommatophores holopodes qui copulent avant la fin du développement de leur appareil génital (MEAD, 1979).

L'absence de contrôle histologique de l'évolution de l'appareil génital ne permet pas chez *Helix pomatia* de placer la puberté et de distinguer les phases infantiles, juvéniles et adultes telles qu'elles ont été définies précédemment chez *Helix aspersa* (GOMOT et ENEE, 1980).

En conclusion, ces résultats préliminaires laissent bien augurer de la possibilité de pratiquer avec succès l'élevage de l'Escargot de Bourgogne puisqu'une croissance très satisfaisante a été obtenue en claustration dans les conditions d'élevage continu sans les alternances arrêt-activité occasionnées par les changements de conditions atmosphériques.

La poursuite de nos travaux dans ce domaine concerne à la fois les modalités de croissance de cette espèce dans les conditions d'un élevage hors sol telles que nous les avons définies (DERAY, 1980) et la maîtrise de la reproduction.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES


BLANC, A. et BUISSON, B., 1980 - Les activités quotidiennes d'une population d'Escargots de Bourgogne. *Haliotis*, 10 : 29-33.

CHARRIER, M., et DAGUZAN, J., 1978 - Etude de la croissance de l'Escargot Petit Gris *Helix aspersa* Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné). *Haliotis*, 9 : 15-18.

DAGUZAN, J., 1981 - Contribution à l'élevage de l'Escargot Petit Gris *Helix aspersa* Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). I. Reproduction et éclosion des jeunes, en bâtiment et en conditions thermohygrométriques contrôlées. *Ann. Zootech.*, 30 : 249-272.

DERAY, A., 1980 - Structure et vocation du Centre Universitaire d'Héliciculture de Besançon. *Haliotis*, 10 : 53-54.

DUNCAN, C.J., 1975 - In : *Pulmonates, Reproduction*, Fretter V. and Peake J. Eds, Academic Press, London, New York, San Francisco, vol. 1, Chap. 7, 309-365.

GOMOT, L., et ENEE, J., 1980 - Biologie de la reproduction de l'Escargot *Helix aspersa* Müll. : les phases de croissance et la différenciation sexuelle. *Atti Acad. Fisiocritici Siena*, 73-85.

GOMOT, L., ENEE, J., et LAURENT, J. 1982 - Influence de la photopériode sur la croissance pondérale de l'Escargot *Helix aspersa* Müller en milieu contrôlé. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 294 : 749-752.

MEAD, A.R., 1979 - In *Pulmonates, Economic Malacology*, Fretter V. and Peake J. Eds, Academic Press, London, New York, San Francisco, vol. 2B.

MEISENHEIMER, J., 1912 - Die Weinbergschnecke *Helix pomatia* L. Monographien einheimisher Tiere, vol. 4, Werner Klinkhardt, Leipzig, 140 p.

POLLARD, E. et WELCH, J., 1980 - The ecology of *Helix pomatia* L. in England. *Haliotis*, 10 : 25-28.

WELCH, J.M., et POLLARD, E., 1977 - Review of current literature on the ecology and exploitation of the edible snail *Helix pomatia*. *Malacol. Rev.*, 10 : 1-6.

HALIOTIS,12, 1982.
p. 21 à 28

# LA CROISSANCE EN TAILLE CHEZ LES MOLLUSQUES D'EAU DOUCE

par
Jean-Pierre POINTIER

*Laboratoire de Biologie Marine et de Malacologie*
*Ecole Pratique des Hautes Etudes - 55, rue de Buffon - 75005 PARIS*

ABSTRACT : GROWTH IN SIZE OF FRESH-WATER MOLLUSKS.

A review is presented of the major works done on the growth of fresh-water snails. The advantages and disadvantages of three principal methods are discussed: the cohort methods, marking and recapturing, and in situ breeding.

RESUME :

Une revue des principaux travaux effectués sur la croissance en taille des Mollusques d'eau douce est présentée. Trois principaux groupes de méthodes ont été considérées : la méthode des cohortes, la méthode de marquage-recapture et les méthodes d'élévage in situ; les avantages et les inconvénients de ces différentes méthodes sont discutés.

## INTRODUCTION :

La plupart des auteurs étudiant l'écologie des Mollusques d'eau douce sont amenés à essayer d'établir des tables de vie complètes (Dazo et al, 1966). Il est nécessaire pour cela de mesurer avec le plus de précision possible différents paramètres et en particulier la survie et la fécondité.

La survie par classe d'âge spécifique peut être estimée dans la nature par comparaison des distributions par âge entre deux prélèvement successifs. L'échantillonnage, cependant, ne permet d'obtenir qu'une distribution des classes de taille d'une population donnée. Pour convertir cette distribution des classes de taille en classes d'âge, il sera nécessaire de disposer de la courbe de croissance en taille des Mollusques composant la population étudiée.

Les courbes de croissance en taille peuvent être obtenues à partir d'études de laboratoire (Tableau 1), mais ces courbes ne sont jamais représentatives de la croissance que l'on peut observer dans les conditions naturelles car de nombreux facteurs interviennent comme la température, la nourriture, ou l'assèchement. Il est donc nécessaire d'estimer la croissance dans les conditions naturelles. Plusieurs méthodes peuvent être utilisées :

## I. La méthode des "cohortes" (Tableau 2)

Cette méthode indirecte consiste à suivre l'évolution du mode principal des classes de taille d'une population au cours du temps. Cela n'est malheureusement pas toujours possible, en particulier, en milieu tropical, où la reproduction est souvent continue tout le long de l'année, et ne permet donc pas de distinguer et de suivre l'évolution des différentes cohortes ou sous-populations.

Dans les régions tempérées, cette méthode a été souvent utilisée et a permis d'es-

timer la croissance de manière satisfaisante (Tableau 2). La plupart des espèces ont une seule période de reproduction au printemps. La plus grande partie des jeunes naissent dans un intervalle de temps assez court, ce qui permet de suivre leur évolution assez facilement. Cependant, certaines espèces ou certaines souches, selon les conditions écologiques, peuvent présenter 2 générations dans l'année (Hunter, 1961, 1975, Pinel-Alloul et Magnin, 1979) ou même 3 générations ( Walton et Jones, 1926). D'autres, au contraire, présentent une seule génération tous les deux ans (Berrie, 1965).

En milieu tropical, cette méthode est moins praticable par suite de l'étalement de la reproduction dans le temps. Cependant, elle a été utilisée dans certaines régions et dans certains biotopes comme en Egypte (Dazo et al, 1966), à Sainte-Lucie (Sturrock, 1973), à Madagascar (Pflüger, 1976) ou en Guadeloupe (Pointier, 1979).

Il faut remarquer que la plupart des Mollusques étudiés sont des Gastropodes Pulmonés d'importance médicale ou vétérinaire ; *Lymnaea, Biomphalaria* ou *Bulinus.*

## II. - La méthode de marquage-recapture (Tableau 3)

Cette méthode directe consiste à marquer un certain nombre d'individus d'une population donnée, et à estimer leur croissance par leur recapture après un intervalle de temps donné. Cette méthode peut donner de bons résultats à condition de marquer un très grand nombre de Mollusques, et d'opérer dans un biotope relativement restreint. Elle a été utilisée par Lévêque (1968) pour étudier la croissance de *Bulinus forskalii* dans des mares temporaires de la région de Fort-Lamy (Tchad), et par Little et Gentner (1970) sur le Bivalve *Amblema plicata perplicata* (Tableau 3).

## III. - La méthode d'élevage in situ dans des cages ou enclos (Tableau 4)

On peut utiliser cette méthode directe lorsque les autres se révèlent impraticables ou pour obtenir des données complémentaires. Afin d'être le plus proche possible des conditions naturelles, les Mollusques sont élevées dans des cages grillagées flottantes ou non, selon le type de Mollusque auquel on aura affaire (Gastropode Pulmoné, Prosobranche ou Bivalve). Ils sont nourris à l'aide de la végétation présente dans le milieu naturel dans le cas des Pulmonés et de certains Prosobranches (Lévêque, 1971, Hunter, 1975, Lévêque et Pointier, 1976, Pointier, 1980). Dans le cas des autres Prosobranches ou des Bivalves, le fond de la cage ou de l'enclos est garni de sédiments présents dans le biotope étudié (Lévêque, 1971, Gale, 1977, Buttner et Heidinger, 1980).

Les animaux sont mesurés à intervalle de temps régulier (généralement 2 semaines pour les Pulmonés). Par ce procédé, il est évidemment possible de suivre la croissance des individus durant toute leur vie (Lévêque, 1971, Hunter, 1975). Mais cette durée de vie pouvant atteindre une année ou même beaucoup plus, on peut avoir recours à une méthode plus rapide pour exploiter les résultats obtenus en élevage in situ. On peut le faire en calculant l'équation de Von Bertalanffy ; celle-ci, couramment utilisée par les ichtyologues, a été appliquée aux Mollusques d'eau douce par Lévêque (1971), (Lévêque et Pointier, 1976) (Pointier, 1980).

L'équation de Von Bertalanffy s'exprime par la relation : $Lt = L\infty(I-e^{-kT})$ où Lt est la taille de l'animal au temps t après la naissance, L est la valeur de Lt pour un taux d'accroissement nul, k une constante de caractéristique de la croissance et T l'âge de l'animal. Les paramètres k et $L_\infty$ peuvent être calculés par la méthode de Walford (1946), où l'on porte

en abscisse la longueur Lt au temps t et en ordonnée, la longueur Lt+I au temps t+I. L'unité représente l'intervalle de temps entre deux observations successives (pour cette raison, il est nécessaire que les mensurations soient faites à intervalles réguliers). La droite de régression correspondant aux valeurs ci-dessus a pour pente $e^{-k}$ et la valeur des coordonnées de son point d'intersection avec la bissectrice des axes correspond a $L\infty$. La courbe de croissance calculée par cette méthode n'est entièrement valable que dans la limite des tailles observées et ne peut être extrapolée qu'avec prudence aux autres tailles. Par ailleurs, cette courbe n'est représentative de la croissance que durant la période où les mesures ont été effectuées. Il est donc nécessaire de renouveler les mesures de croissance à différentes périodes de l'année lorsque l'on veut suivre l'évolution complète d'une population. Ceci permet d'ailleurs de mettre en évidence des différences saisonnières de croissance (Lévêque 1971).

## Conclusion

L'estimation de la croissance en taille chez les Mollusques d'eau douce dans la nature a été réalisé jusqu'à présent, essentiellement en suivant l'évolution des modes des principales cohortes (Tableau 2). Cette méthode, qui met en oeuvre un échantillonnage à intervalles de temps plus ou moins rapprochés,est la plus classique, et donne d'assez bons résultats en milieu tempéré où les périodes de reproduction sont bien marquées. En milieu tropical, les résultats apparaissent moins évidents.

En revanche, la méthode de capture-marquage-recapture est moins utilisée (Tableau 3) car elle ne peut être mise en oeuvre que dans des cas très particuliers : milieux aquatiques restreints, densités de populations pas trop élévées.

Enfin, la méthode d'élevage in situ dans des cages ou enclos a été employée par différents auteurs aussi bien sur les Gastropodes que sur les Bivalves (Tableau 4). Elle a l'avantage d'être facile à mettre en oeuvre tout en se rapprochant le plus possible des conditions naturelles. L'équation de Von Bertalanffy n'a été utilisée que par quelques auteurs et que pour le traitementdes données obtenues par ces méthodes d'élevage in situ. Des modèles mathématiques plus élaborés n'ont pas été appliqués jusqu'à présent, à notre connaissance, à l'étude de la croissance chez les Mollusques d'eau douce.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALDRIDGE, D.W., et MACMAHON, R.F., 1978 - Growth, fecundity, and bioenergetics in a natural population of the asiatic freshwater clam *Corbicula manilensis* Philippi, from North Central Texas. *J. Moll. Stud.*, 44, p. 49 - 70.

ANDRADE, R.M., 1962 - Ecologie de *Australarbis glabratus* em Belo Horizonte Brasil — Il Variaçoès anuais e trimestrais do diâmetro dos caramugos (Pulmonata, Planorbidae). *Rev. Inst. Med. Trop. Sao Paolo*, 4 (6), p. 366-374.

BARBOSA, F.S., et DA SILVA, G.M., 1951 - Curvas de Crescimento de *Australarbis glabratus* e sua aplicaçaõ à epidemiologia e à profilaxia da esquistosomose. *Pul. Av. Inst. Aggeu. Magal*, 1 (4), p. 35-42.

BERRIE, A.D., 1965 - On the life cycle of *Lymnae stagnalis* (L) in the west of Scotland. *Proc. Mal. Soc. Lond.*, 36, p. 283-295.

BOERGER, H., 1975 - A comparison of the life cycles, reproductive ecologies, and size-weight relationships of *Helisoma anceps*, *H. campanulatum*, and *H. trivolvis* (Gastropoda, Planorbidae). *Can. J. Zool.*, 53, p. 1812-1824.

BURSKY, A.J., 1974 - Growth and biomass production of an amphibious snail, *Pomacea urceus* (Müller) from the Venezuelan savannah. *Proc. Mal. Soc. Lond.*, 41, p. 127 - 143.

BUTTNER, J.K. et HEIDINGER R.C., 1980 - Seasonal variations in growth of the asiatic clam *Corbiculidae fluminea* (Bivalvia : Corbiculidae) in a southern Illinois fish pond. *Nautilus*, 94 (1), p. 8 - 10.

CALOW, P., 1973 - Field observations and laboratory experiments on the general food requirements of two species of freshwater snails, *Planorbis contorus* (Lin) and *Ancylus fluviatilis* Müll. *Proc. Mal. Soc. Lond.*, 40, p. 483-489.

CLAMPITT, P.T., 1970 - Comparative ecology of the snails *Physa gyrina* and *Physa integra* (Basommatophora : Physidae). *Malacologia*, 10 (1), p. 113-151.

DAZO, B.C., HAIRSTON, N.G. et DAWOOD, K., 1966 - The ecology of *Bulinus truncatus* and *Biomphalaria alexandrina* and its implications for the control of the Bilharziasis in the Egypt - 49 project area. *Bull. Wld. Helth. Org.*, 35, p. 339-356.

DE BERNARDI, R., RAVERA, O. et OREGIONI, B., 1976 - Demographic structure and biometric characteristics of *Viviparus ater* Cristofari and Jan (Gastropoda : Prosobranchia) from Lake Alserro (Northern Italy). *J. Moll. Stud.*, 42, p. 310-318.

DUNCAN, C.J., 1959 - The life cycle and ecology of the freshwater snail *Physa fontinalis* (L). *J. An. Ecol.*, 28, p. 97 - 117.

DURRANT, P.M., 1980 - The growth of a population of *Ancylus fluviatilis* Müller from the R. Lea, Hestfort. *J. Moll. Stud.*, 46, p. 257 - 264.

EISENBERG, R.M., 1966 - The regulation of density in a natural population of the pond snail, *Lymnaea elodes*. *Ecology*, 47, p. 889-906.

EVERSOLE, A.G., 1978 - Life cycles, growth and population bioenergetics in the snail *Helisoma trivolvis* (Say). *J. Moll. Stud.*, 44, p. 209-222.

GALE, W.F., 1977 - Growth of the fingernail clam *Sphaerium transversum* (Say) in field and laboratory experiments. *Nautilus* 91, (1), p. 8 - 12.

HERMANN, S.A. et HARMAN, W.N., 1975 - Population studies on *Helisoma anceps* (Menke) (Gastropoda : Planorbidae). *Nautilus*, 89 (1), p. 5-11.

HOUP, K.H., 1970 - Population dynamics of *Pleurocera acuta* in a central Kentucky limestone stream. *Am. Mid. Nat.*, 83 (1), p. 81-88.

HUNTER, W.R., 1961 - Annual variations in growth and density in natural populations of freshwater snails in the west of Scotland. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 136, p. 219-253.

HUNTER, R.D., 1975 - Growth, fecundity and bioenergetics in three populations of *Lymnaea palustris* in upstate New York. *Ecology*, 56, p. 50-63.

LEVEQUE, C., 1968 - Biologie de *Bulinus forskalii* (Mollusque, Gastéropode) de la région de Fort Lamy (Tchad). *Cah. ORSTOM ser. Hydrobiol.*, 2 (2), p. 79-90.

LEVEQUE, C., 1971 - Equation de Von Bertalanffy et croissance des Mollusques benthiques du lac Tchad. *Cah. ORSTOM. Ser. Hydrobiol.*, 5 (3/4), p. 263-283.

LEVEQUE, C. et POINTIER, J.P., 1976 - Study of the growth of *Biomphalaria glabrata* (Say) and other Planorbidae in Guadeloupe (West Indies). *Ann. Trop. Med. Parasit.*, 70 (2), p. 199-204.

LITTLE, J.W. et GENTNER, H.W., 1970 - Growth of *Amblema perplicata* Conrad (Pelecypoda) in a Texas river. *Nautilus 84* (1), p. 16-21.

LOHACHIT, C., SORNMANI, S., BUTRCHAM, P., 1980 - Development and maintenance of *Lithoglyphopsis aperta* in the laboratory. *Mal. Rev. suppl.* 2: 19-34.

Mac CRAW, B.M., 1970 - Aspects of the growth of the snail *Lymnaea palustris* (Müller), *Malacologia* 10 (2), p. 399-413.

MACKIE, G.C. et QADRI, S.U., 1978 - Effects of substratus on growth and reproduction of *Musculium securis* (Bivalvia : Sphaeriidae) *Nautilus*, 92 (4), p. 135-144.

MacMAHON, R.F., 1975 - Growth, reproduction and bioenergetics variation in Three natural populations of a freshwater limpet *Laevapex fuscus* (C.B. Adams). *Proc. Mal. Soc. Lond.*, 41, p. 331-25.

MICHELSON, E.M., 1960 - The effects of temperature on growth and reproduction of *Australorbis glaleratus* in the laboratory. *Am. J. Hyg.*, 73, p. 66-74.

PERLOWAGORA-SZUMLEWICZ, A., 1958 - Studies on the biology of *Australorbis glaleratus*, schistosome-bearing Brazilian snail. *Rev. Bras. Malar. Doenç. Trop.*, 10, p. 459 - 529.

PFLUGER,W., 1976 - Ecological studies in Madagascar of *Biomphalaria pfeifferi*, intermediate host of *Schistosoma mansoni* I. - Seasonal variations and epidemiological features in the endemic area of Ambositra. *Arch. Inst. Pasteur Madagascar*, 45, p. 79-119.

PINEL-ALLOUL, B. et MAGNIN, E., 1979 - Cycle de développement, croissance et fécondité de cinq populations de *Lymnaea catascopium catascopium* (Gastropoda, Lymnaeidae) au Lac Saint-Louis, Quebec, Canada. *Malacologie* 19 (1), p. 87-101.

POINTIER, J.P., 1979 - Mollusque vecteur et schistosomose intestinale en Guadeloupe. Thèse de doctorat d'état, Centre Universitaire de Perpignan, Juin 1979, 168 p.

POINTIER, J.P., 1980 - Croissance de *Biomphalaria glabrata*, Mollusque vecteur de la schistosomose intestinale dans les forêts marécageuses à Pterocarpus de Guadeloupe (Antilles françaises). *Haliotis*, 10 (2), p. 115.

SCHALIE, H. Van der et DAVIS, G.M., 1965 - Growth and stunting in Oncomelassia (Gastropoda : Hydrobiidae). *Malacologia*, 3 (1), p. 81 - 102.

SOUZA, C.P., PEREIRA, J.P., LOURDES, M., AZEVEDO, L., MENDES, N.M. et PAULINI, E., 1979 - Influencia do EDTA solere crescimento e reproduçao de *Biomphalaria glabrata*. *Rev. Bras. Pesq. Med. Biol.*, 12 (4/5), p. 265-271.

STURROCK, R.F., 1966 - The influence of temperature on the biology of *Biomphalaria pfeifferi* (Krauss); an intermediate host of the *Schistosoma mansoni*. *Ann. Trop. Med. Parasit.*, 60, p. 100-105.

STURROCK, R.F. et STURROCK, B.M., 1970 - Observations on some factors affecting the growth rate and fecundity of *Biomphalaria glabrata* (Say). *Ann. Trop. Med. Parasit.* 64 (3), p. 349-355.

STURROCK, R.F. et STURROCK, B.M., 1972 - The influence of temperature on the biology of *Biomphalaria glabrata* (Say) intermediate host of *Schistosoma mansoni* on St. Lucia, West Indies. *Ann. Trop. Med. Parasit.* 66 (3), p. 385-390.

WALFORD, L.A., 1946 - A new graphic method of describing the growth of animals. *Biol. Bull.* 90, p. 141-147.

WALTON, C.L. et JONES, W.N., 1926 - Further observations on the life history of *Lymnae truncatula*. *Parasitology* 18n p. 144-147.

WEBBE, G., 1962 - The transmission of *Schistosoma haematobium* in the area of Lake Province, Tanganyika. *Bull. Wld. Health Org.* 27, p. 59-85.

YOUNG, M.R., 1975 - The life cycles of six species of freshwater Molluscs in the Worcester Birminham canal. *Proc. Mal. Soc. Lond.* 41, p. 533-548.

Tableau 1 : **Estimation de la croissance en taille des Mollusques d'eau douce dans les conditions de laboratoire**

| Auteurs | Espèce étudiée | Classe de Mollusques | Origine de la souche | Conditions de température |
|---|---|---|---|---|
| Barbosa et Da Silva, 1951 | Biomphalaria glabrata | Gastropodes Pulmonés | Brésil | Température variable |
| Perlowagora-Szumlewicz, 1958 | Biomphalaria glabrata | Gastropodes Pulmonés | Brésil | Température variable |
| Michelson, 1960 | Biomphalaria glabrata | Gastropodes Pulmonés | Porto-Rico | 20-25-30°C |
| Van der Schalie et Davis, 1965 | Oncomelania hupensis | Gastropodes Prosobranches | Taïwan | 25°±2°C |
| Sturrock, 1966 | Biomphalaria pfeifferi | Gastropodes Pulmonés | Tanzanie | 19°-25°-30°-35° |
| Sturrock et Sturrock, 1970 | Biomphalaria glabrata | Gastropodes Pulmonés | Sainte Lucie | 22° à 28°C |
| Clampitt, 1970 | Physa gyrina<br>Physa integra | Gastropodes Pulmonés | USA | 20° à 23°C |
| Sturrock et Sturrock, 1972 | Biomphalaria glabrata | Gastropodes Pulmonés | Sainte Lucie | 20°-25°-30°C |
| Calow, 1973 | Planorbis contortus | Gastropodes Pulmonés | Grande Bretagne | 4°-10°-18°C |
| Mac Mahon, 1975 | Laevapex fuscus | Gastropodes Pulmonés | USA | Température variable |
| Mackie et Ouadri, 1978 | Musculium securis | Bivalves | Canada | 18°C |
| Souza et al, 1979 | Biomphalaria glabrata | Gastropodes Pulmonés | Brésil | 24°± 3°C |
| Lohachit et al, 1980 | Lithoglyphopsis aperta | Gastropodes Prosobranches | Mékong | 24°-29°C |

Tableau 2 : Estimation de la croissance en taille des Mollusques d'eau douce dans la nature en suivant l'évolution des modes des principales cohortes

| Auteurs | Région d'étude | Espèce étudiée | Classe de Mollusque |
|---|---|---|---|
| Duncan, 1959 | Grande Bretagne | Physa fontinalis | Gastropodes Pulmonés |
| Hunter, 1961 | Ecosse | Ancylus fluviatilis<br>Physa fontinalis<br>Lymnaea peregra | Gastropodes Pulmonés |
| Andrade, 1962 | Brésil | Biomphalaria glabrata | Gastropodes Pulmonés |
| Webbe, 1962 | Tanganyika | Bulinus nasutus productus | Gastropodes Pulmonés |
| Berrie, 1965 | Ecosse | Lymnaea stagnalis | Gastropodes Pulmonés |
| Eisenberg, 1966 | USA | Lymnaea elodes | Gastropodes Pulmonés |
| Dazo et al, 1966 | Egypte | Bulinus truncatus<br>Biomphalaria alexandrina | Gastropodes Pulmonés |
| Clampitt, 1970 | USA | Physa gyrina<br>Physa integra | Gastropodes Pulmonés |
| Houp, 1970 | USA | Pleurocera acuta | Gastropodes Pulmonés |
| Mac Craw, 1970 | Canada | Lymnaea palustris | Gastropodes Pulmonés |
| Sturrock, 1973 | Sainte Lucie | Biomphalaria glabrata | Gastropodes Pulmonés |
| Bursky, 1974 | Vénézuéla | Pomacea urceus | Gastropodes Prosobranches |
| Mac Mahon, 1975 | USA | Laevapex fuscus | Gastropodes Pulmonés |
| Young, 1975 | Grande Bretagne | Lymnaea peregra<br>Physa fontinalis<br>Planorbis cardinatus<br>Bithynia tentaculata<br>Viviparus viviparus<br>Valvata piscinalis | Gastropodes Pulmonés<br><br><br>Gastropodes Prosobranches |
| Hunter, 1975 | USA | Lymnaea palustris | Gastropodes Pulmonés |
| Boerger, 1975 | Canada | Helisoma anceps<br>Helisoma campanulatum<br>Helisoma trivolvis | Gastropodes Pulmonés |
| Hermann et Harman, 1975 | USA | Helisoma anceps | Gastropodes Pulmonés |
| De Bernardi et al, 1976 | Italie | Viviparus ater | Gastropodes Prosobranches |
| Pflüger, 1976 | Madagascar | Biomphalaria pfeifferi | Gastropodes Pulmonés |
| Alridge et Mac Mahon, 1978 | USA | Corbicula manilensis | Bivalves |

| | | | |
|---|---|---|---|
| Eversole, 1978 | USA | Helisoma trivolvis | Gastropodes Pulmonés |
| Pinel-Alloul et Magnin, 1979 | Canada | Lymnaea catascopium catascopium | Gastropodes Pulmonés |
| Pointier, 1979 | Guadeloupe | Biomphalaria glabrata | Gastropodes Pulmonés |
| Durrant, 1980 | Grande Bretagne | Ancylus fluviatilis | Gastropodes Pulmonés |

Tableau 3 : Estimation de la croissance des Mollusques d'eau douce dans la nature par la méthode de capture, marquage, recapture.

| Auteurs | Espèce étudiée | Région d'étude | Classe de Mollusques |
|---|---|---|---|
| Lévèque, 1968 | Bulinus forskalii | Tchad | Gastropodes Pulmonés |
| Little et Gentner, 1970 | Amblema perplicata | USA | Bivalves |

Tableau 4 : Estimation de la croissance des Mollusques d'eau douce par des élevages in situ dans des cages

| Auteurs | Espèce étudiée | Région d'étude | Classe de Mollusques |
|---|---|---|---|
| Lévèque, 1971 | Corbicula africana | Tchad | Bivalves |
| | Caelathura aegyptiaca | | " |
| | Caelathura teretiuscula | | " |
| | Mutela rostrata | | " |
| | Mutela dubia | | " |
| | Cleopatra bulimoides | | Gastropodes Prosobranches |
| | Melania tuberculata | | " |
| | Bellamya unicolor | | " |
| Hunter, 1975 | Lymnaea palustris | USA | Gastropodes Pulmonés |
| Boerger, 1975 | Helisoma anceps | Canada | Gastropodes Pulmonés |
| | Helisoma campanulatum | | |
| | Helisoma trivolvis | | |
| Lévèque et Pointier, 1976 | Biomphalaria glabrata | Guadeloupe | Gastropodes Pulmonés |
| | Biomphalaria schrammi | | |
| | Drepanotrema lucidum | | |
| | Drepanotrema kermatoides | | |
| Gale, 1977 | Sphaerium transversum | USA | Bivalves |
| Pointier, 1980 | Biomphalaria glabrata | Guadeloupe | Gastropodes Pulmonés |
| Buttner et Heidinger, 1980 | Corbicula fluminea | USA | Bivalves |

HALIOTIS,12 ,1982
p. 29 à 46.

# FACTEURS DE CROISSANCE CHEZ DES GASTÉROPODES PULMONÉS TERRESTRES PALÉARCTIQUES EN ÉLEVAGE

par

Henry CHEVALLIER

**Station de recherches hélicicoles "La Bertrande"**
**Fustérouau - 32400 Riscle**

ABSTRACT : FACTORS OF GROWTH FOR BRED LAND PALEARCTIC PULMONATE GASTROPODS

The factors having an action on the growth upon bred land Pulmonate Gastropods (Arionidae and Helicidae principally) are checked : temperature, food, water available, light, chemical composition of the soil, density and biotic mass, genetic or birth factors.. The biological effects of the unfavourable factors are shown. In conclusion the state of our knowledge in this matter is given.

RESUMÉ :

Les facteurs influençant la croissance ches les Gastéropodes Pulmonés terrestres mis en élevage (Arionidés et Hélicidés principalement) sont répertoriés : température, alimentation, apport hydrique, éclairement, composition chimique du sol, densité et charge biotique, facteurs génétiques ou congénitaux... Les effets biologiques des facteurs défavorables sont exposés. L'état de nos connaissances dans ce domaine est évoqué en conclusion.

## I - INTRODUCTION

Des recherches expérimentales sur la croissance ont été effectuées sur des Pulmonés limaciformes ; d'autres sont en cours sur des Pulmonés terrestres à coquille, principalement sur l'espèce Helix aspersa (l'Escargot Petit-Gris).

Les limaces se prêtent particulièrement bien à l'étude de la croissance car il s'agit uniquement d'une production de "tissus mous". Les travaux de base sont ceux d'Abeloos (1944) qui étudia les modalités de la croissance chez les Arionidés, principalement chez la Limace rouge, Arion rufus. Lusis (1966) et Stern (1970) utilisèrent aussi cette espèce pour leurs recherches. Je l'ai également étudiée, en même temps que l'espèce trés voisine Arion lusitanicus (Chevallier, 1974,1977 a). Dans d'autres groupes de Limaciens il faut retenir les observations de Vianey-Liaud (1975) sur Milax gagates et celles de Stern (1975) sur Agriolimax reticulatus.

L'étude de la croissance des Pulmonés terrestres à coquille est, d'une part moins avancée que celle des Limaces, et, d'autre part, elle se révèle plus complexe car deux phénomènes viennent se combiner : la croissance des "parties molles" et celle de la coquille. Ces recherches, trouvant leur application dans l'héliciculture se développent actuellement en France (Chevallier 1979,1980 - Charrier et Daguzan, 1981 - Deray, 1981). Ces expérimentations en cours visent donc principalement à définir les paramètres des facteurs exogènes ou endogènes induisant la croissance optimale des animaux et la meilleure productivité dans une

surface d'élevage donnée.

Nous allons passer en revue les divers facteurs de croissance étudiés par des élevages expérimentaux ; nous ferons le point des résultats obtenus ; nous évoquerons enfin les secteurs de recherche à approfondir ou à entreprendre.

## II - FACTEURS DE CROISSANCE

### 1. Température

Comme pour la plupart des Invertébrés, la croissance des Mollusques, et celle des Gastéropodes terrestres qui nous intéresse ici, est assujettie à la température du milieu ambiant. Chez les Limaces, les variations de température se répercutent par des variations pondérales de l'animal parfois parfaitement proportionnelles (fig 1).

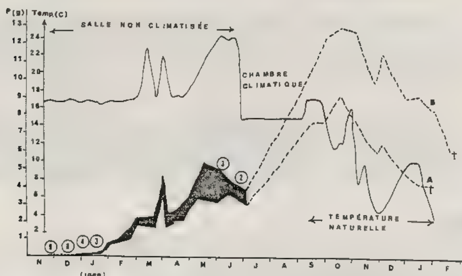



Fig. 1 - Courbe de croissance d'un lot de *Arion rufus*, soumis à de fortes variations de température (la courbe de température est indiquée ; les chiffres cerclés correspondent au nombre de limaces en élevage : au mois de juin il restait les 2 animaux A et B).

Pour chaque espèce on peut découvrir la température moyenne qui induit la croissance optimale. Pour les Gastéropodes terrestres paléarctiques de l'Europe atlantique, il apparaît que cette température se situe autour de 18°C. C'est également cette valeur que j'ai constatée avec mes élevages d'Arionidés (Chevallier, 1974). Stern (1970) qui éleva des Arion rufus dans un chambre climatique thermostatée à 15 °C obtint des animaux adultes d'un poids moyen maximal de 7 g, alors qu'à 17-20 °C les Limaces rouges atteignent un poids moyen de 10 à 15g.

Pour Agriolimax reticulatus (la Petite Limace grise), Stern (1970) trouva 13-16 °C comme intervalle de température optimal pour la croissance de l'espèce.

Pour Helix aspersa, d'après les résultats obtenus par divers expérimentateurs, la température optimisant la croissance semble se situer à environ 20°C. Des élevages comparatifs précis devraient confirmer cette donnée. Pour ma part, j'ai constaté qu'une température variable, correspondant à une moyenne d'environ 20°C, induisait la même croissance qu'une température expérimentale à très faibles écarts (20° ± 2°C). Cette température variable est celle d'enceintes d'élevage en plein air ou celle d'une pièce d'élevage thermostatée à 25°C maximum la journée et 14°C minimum la nuit, ceci correspondant à la variation circadienne naturelle de la température.

2. Alimentation

Les effets de la quantité de la nourriture sur la croissance sont connus ou imaginables, par contre la qualité de l'alimentation ayant des effets positifs ou négatifs sur le développement des animaux est encore très mal connue.

Au plan quantitatif on doit évoquer les expériences d'Abeloos (1944) sur les Arions soumis au jeûne ou à une sous-alimentation. Les Limaces, subissant ce facteur, présentaient un arrêt de croissance, mais celle-ci pouvait reprendre lors de la réalimentation et parvenir à la valeur pondérale des animaux témoins nourris convenablement (loi d'Abeloos).

Au plan qualitatif nous ne possédons que quelques données parcellaires. Pour Arion rufus l'alimentation qui, dans mes élevages, fournissait une croissance convenable était strictement chlorophylienne (laitue principalement). Une alimentation constitutée uniquement par des carottes provoqua un arrêt de croissance et une mortalité dans le lot expérimental. Une alimentation"verte" complémentarisée par de la vitamine C, du phosphore, des protéines animales, des féculents et de la bacitracine (antibiotique anabolisant pour les Vertébrés) n'induisit pas une croissance supérieure au lot témoin nourri à la salade.Pourtant Lusis (1966) obtint des Limaces rouges de taille gigantesque en les nourrissant de divers végétaux avec des produits de complément ("Bemax" et alginate de sodium).

Pour Helix aspersa mes élevages comparatifs ont montré que la croissance s'avère supérieure avec une alimentation composée de laitue et de farine de blé qu'avec une alimentation uniquement à base de laitue. Différents aliments déshydratés sont actuellement testés sur l'Escargot Petit-Gris par les centres de recherches hélicicoles et il est encore trop tôt pour tirer des conclusions générales. Les premiers résultats montrent que diverses céréales ou issues de céréales conviennent bien mais qu'il est nécessaire que l'aliment d'élevage contienne du carbonate de calcium et, sans doute aussi, une teneur suffisante en vitamine A et D.

La consommation du calcium a été mise en évidence par Crowell (1973) qui constata une diminution de calcium contenu dans la terre d'élevage des escargots. L'état chimique du calcium assimilé par les escargots dans la nature est à rechercher car on peut trouver des populations d'Helix aspersa vivant sur des sols dépourvus de calcaire. En élevage, le calcium est fourni sous forme de carbonate de calcium ("blanc de craie", par exemple) incorporé à la nourriture : l'aliment déshydraté que j'utilise contient 20 % en poids de "blanc de craie".

Des recherches sont aussi à entreprendre sur les vitamines et les oligo-éléments nécessaires à la croissance. Par exemple, un test relatif à l'eau fournie aux escargots a montré qu'avec une eau déminéralisée les animaux se développaient moins bien qu'avec

une eau naturelle ou semi-naturelle (eau de pluie ou eau "du robinet").

### 3. Apport hydrique

Les Mollusques terrestres présentent une teneur en eau de leurs tissus en relation directe avec la température et l'humidité du milieu ambiant. En effet, ils absorbent l'eau par voie buccale mais aussi par voie cutanée. Inversement ils perdent de l'eau en atmosphère non saturée. Aussi la valeur pondérale d'une limace ou d'un escargot peut varier d'un jour à l'autre par le phénomène d'hydratation et de déshydratation. La courbe pondérale peut ainsi se présenter en dents de scie (Howes et Wells, 1934).

Helix aspersa peut survivre à une perte d'eau de 35 % (Marchin,1965). Pour Arion rufus la résistance est encore plus grande : j'ai fait subir à des limaces de cette espèce des déshydratations non léthales correspondant à des pertes pondérales de 60 à 66 % (même 71 % pour un individu peut-être exceptionnel) (Chevallier, 1974).

Charrier et Daguzan (1980) ont relevé les pertes et les gains hydriques pour des Helix aspersa soumis à des températures et à des degrés hygrométriques de l'air différents. Au dessous de 90 % d'humidité relative de l'air et à toutes les températures, l'animal subit une perte en eau ; en atmosphère saturée, pour des températures comprises, en général, entre 10 et 20°C, l'animal présente un gain hydrique. mais à 25°C et plus il se déshydrate.

Ces facteurs du milieu peuvent-ils provoquer des effets négatifs irréversibles sur la croissance ?

Lusis (1966) avait élevé des Limaces rouges dans une atmosphère pauvre en eau (humidité relative de 40 à 50 %) : leur croissance fut inférieure à celle des individus témoins élevés en milieu saturé à la même température (poids atteint au bout de 3 mois : 0,4 g contre 2,3 g).

Pour les escargots les effets d'un milieu ambiant déshydratant paraissent différents lorsqu'il s'agit d'animaux vivant dans leur milieu naturel et d'animaux placés dans les conditions artificielles de l'élevage. Dans la nature, l'Escargot, se trouvant, à partir de 20°C, à une humidité relative de l'air inférieure à 30 %, met en route son processus d'estivation : il s'épiphragme et entre en "quiescence" (Bonavita, 1967). Les conditions d'élevage, par contre, empêchent l'animal d'estiver mais, si l'apport hydrique se révèle insuffisant des troubles de la croissance peuvent apparaître. Inversement, des escargots maintenus dans une atmosphère constamment saturée présentent une teneur en eau excessive dans leurs tissus, ceci pouvant induire aussi des troubles physiologiques.

### 4. Eclairement

Ce facteur du milieu regroupe trois paramètres bien distincts : l'intensité lumineuse (mesurable en lux) reçue par les animaux, la durée de l'éclairement (photopériode) et la qualité de la lumière (longueur d'onde lumineuse).

Les élevages comparatifs effectués dans ce domaine sont encore peu nombreux, le plus souvent insuffisamment précis ou parfois peu significatifs ou difficilement interprétables.

Pour les limaces, l'intensité lumineuse ne paraît pas jouer un rôle important sur la croissance. Smith (1966), ayant fait subir à des Arion ater des températures et des

éclairements différents, concluait que les conditions les plus favorables à la croissance de cette espèce étaient une température de 18°C, un éclairement naturel ou bien l'obscurité. L'expérience que j'ai effectuée sur trois lots comparatifs de la Limace rouge Arion lusitanicus, l'un élevé dans une boîte obscure, le second dans une boîte semi-obscure (couvercle présentant une fenêtre garnie de moustiquaire) et le troisième dans un cristallisoir en verre, montra que l'éclairement naturel induisait la meilleure croissance infantile, mais que le plus fort poids adulte était atteint par le lot "pénombre" ; le lot élevé en obscurité ayant la taille la plus faible mais avec un développement **sexuel toutefois satisfaisant (fig.2)**

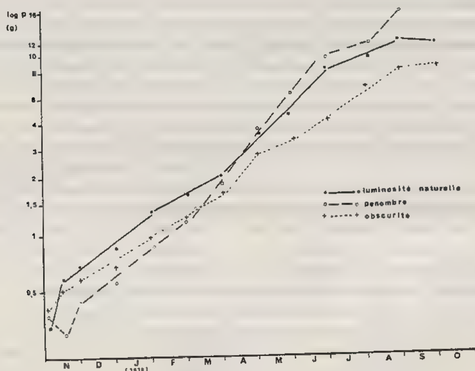



Fig. 2 - Croissance de 3 lots de *Arion lusitanicus* élevés avec des éclairements différents (poids des animaux en échelle logarithmique).

Avec Milax-gagates Viany-Liaud (1975) tirait la conclusion suivante : "on obtient des Limaces de poids comparables lorsqu'elles sont élevées à la lumière du jour ou à l'obscurité constante".

Mes élevages avec l'Escargot Gros-Gris d'Algérie (Helix aspersa maxima) fournirent les courbes de croissance que j'ai présentées lors du Colloque d'Auzeville (Chevallier, 1980 : fig.2). Les animaux, élevés en bâtiment se trouvaient en milieu peu éclairé (terrarium à couvercle moustiquaire) : leur croissance fut moins rapide que celle de leurs congénères élevés sous serres en milieu mieux éclairé (les températures d'élevage étaient toutefois différentes dans chaque situation). Par contre un lot comparatif fut élevé, en bâtiment, dans un terrarium obscur, simultanément avec le lot élevé dans le terrarium à couvercle grillagé : la croissance et le développement génital fut le même dans les deux

cas.

Il semblerait donc qu'un éclairement faible ou médiocre, qu'il faudrait mesurer, a le même effet sur la croissance que l'absence presque totale d'éclairement (le terrarium obscur de mon expérience étant en matière plastique blanche et se trouvant ouvert chaque jour pour la distribution de nourriture).

Par contre, un éclairement important, qui reste aussi à mesurer, augmente la vitesse de croissance de Helix aspersa. Voici, à titre d'exemple, les vitesses de croissance infantile de deux lots d'Escargots Petits-Gris (souche de France) élevés en bâtiment climatisé dans les conditions suivantes.

Température d'élevage : 20° ± 2°C.

Humidité relative de l'air : 80 % le jour - 90-95 % la nuit.

Photopériode : 9 heures d'éclairement artificiel diurne (de 9 h à 18 h)

Elevage dans des bacs sans couvercle de 0,5 $m^2$, sur terre franche garnie de végétation (mousse de forêt) ; aliment à base de farine de céréales ; eau disponible dans des abreuvoirs.

Lot n°1 :bac placé à 35 cm au dessous de la source lumineuse artificielle de la pièce d'élevage (= rampe luminescente blanche). Indice de luminosité mesuré avec une cellule photo-électrique (posemètre) : 6,5. Température de 1°C supérieure à la température générale de la pièce.

Lot n°2 : bac le moins éclairé de la pièce d'élevage (situation à 2 m au dessous de la rampe luminescente). Indice de luminosité au posemètre : 1,5.

| | Lot n° 1 | Lot n° 2 |
|---|---|---|
| Poids moyen à la naissance(t1) | 0,026 g | 0,026 g |
| Durée d'élevage (t1-t2) | 21/26 août-27 septembre | 12/14 août-15 septembre |
| N1 à t1 | 1134 | 1250 |
| N2 à t2 | 551 | 783 |
| biomasse à t1 | 29,5 g | 32,5 g |
| biomasse à t2 | 347 g | 137 g |
| Poids moyen à t2 | 0,63 g | 0,175 g |
| Poids max à t2 | 2,5 g | 1,1 g |

Des élevages d'Helix aspersa avec des photopériodes différentes ont été effectués par le Centre Universitaire d'Héliciculture de Besançon (Deray,1981). La meilleure croissance fut obtenue avec une durée d'éclairement de 18 heures. La croissance fut également bonne avec un éclairement constant. Par contre des photopériodes de 8 heures et de 12 heures se traduisent par des vitesses de croissance trés faibles au départ, puis nulles ensuite. Ceci paraît en contradiction avec mes élevages et ceux d'autres expérimentateurs qui obtinrent une croissance satisfaisante avec un éclairement diurne de 9 ou 10 heures, mais avec une température de 20°C, alors que la température d'élevage des expériences à Besançon était de 15°C. Ces résultats assez surprenants suggèreraient un effet de synergie entre la température et l'éclairement : la croissance à 15°C ne pourrait être correcte qu'avec un long (ou un fort ?) éclairement, alors qu'à 20°C un éclairement et une photopériode

équivalents à ceux du milieu naturel suffiraient pour une croissance optimale.

Quant à la longueur d'onde de la source lumineuse, des expérimentations à ce sujet ont été effectuées par Faveris (1974), en utilisant une"lumière blanche", une "bleue", et une "rouge". Malheureusement, le protocole et la présentation de ces expériences sont difficilement compréhensibles. L'auteur de ce mémoire déclarait obtenir comme paramètres pour la meilleure croissance : "9 heures de lumière blanche par cycle journalier".

5. Composition chimique et pH du sol

L'étude écologique sur le terrain montre que chaque espèce de Mollusque terrestre se développe sur des types de sols ayant des caractéristiques assez précises. La plupart des espèces ne peuvent admettre que des sols à pH voisin de la neutralité et renfermant du calcium. Certains sont strictement calcicoles, vivant presque exclusivement sur des terrains calcaires. C'est le cas de Helix pomatia (l'Escargot de Bourgogne) qui se rencontre le plus souvent sur des plateaux calcaires à sol limoneux.

L'acidité d'un sol éloigne la plupart des Mollusques. Seules quelques espèces peuvent croître sur des terrains acides (landes, forêts de conifères, tourbières, prés marécageux...), par exemple Arion subfuscus et Deroceras laeve. Parfois seule une variété adaptative d'une espèce peut habiter de tels biotopes comme les variétés trés mélanisées des grands Arion (Chevallier 1972,1977a).

Il est évident qu'un sol possède divers composants influençant la croissance : pH, granulométrie, teneur en eau, proportion en limons, en sables, en argile, teneur en carbonate de calcium ou en calcium sous un autre état, présence d'autres sels minéraux, de métaux et autres éléments chimiques...

Des élevages comparatifs d'escargots petits-gris de la même génération, élevés depuis l'éclosion sur différents substrats ont donné les résultats suivants :

1ère expérience, avec deux lots, l'un élevé sur sable, l'autre sur terre franche, avec adjonction de carbonate de calcium dans les deux cas. Poids des animaux au bout de trois mois :

| | Poids moyen | Poids maximal |
|---|---|---|
| lot sable............. | 1,21 g | 1,74 g |
| lot terre franche..... | 1,55 g | 2,39 g |

2ème expérience, avec trois lots, l'un élevé sur terre franche, le second sur terre argileuse, le troisième sur papier buvard humide. Poids moyen des animaux au bout de 2 mois et demi :

lot terre franche..... 1 g
lot terre argileuse... 0,75 g
lot sans terre (buvard)0,89 g

Si l'acidité accusée du substrat est néfaste à la croissance de la plupart des espèces, une forte alcalinité entraînera également une mortalité et des troubles de croissance. C'est ce que l'on peut constater dans des élevages d'escargots mal entretenus ou en surdensité animale : l'urine et les fécés des animaux forment, avec la terre et un excés d'eau, un substrat chargé d'ammoniaque qui rappelle les boues putrides des milieux aquatiques eutrophisés.

## 6.- Densité animale et charge biotique

**La croissance et la survie d'une population de limaces ou d'escargots dans un espace limité sont influencés par deux facteurs se combinant : le nombre d'animaux (densité) et leur biomasse (charge biotique).**

La densité induit un effet de foule positif ou négatif sur la croissance. Avec une certaine valeur de la densité, on obtiendra la meilleure croissance (ou la meilleure fécondité s'il s'agit d'animaux adultes en période de reproduction). Par contre, si cette densité est dépassée, il se produit, entre les individus une compétition alimentaire désavantageuse pour la croissance. Par ailleurs une forte densité va provoquer un effet de masse : en particulier les excreta des animaux, qui sont proportionnels à la biomasse, vont alcaliniser le sol, ce qui se traduira, comme il a été dit au paragraphe précédent, par une mortalité dans la population et un ralentissement de sa vitesse de croissance.

Plusieurs élevages comparatifs que j'ai effectués avec des lots de limaces et d'escargots de la même génération, placés en nombre différent dans des enceintes similaires, illustrent ces phénomènes.

Expérience avec la Limace rouge Arion lusitanicus (fig.3)

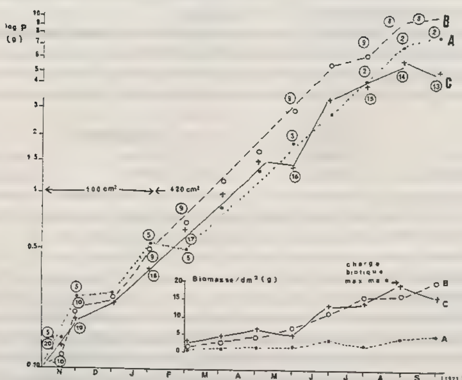



Fig. 3 - Croissance de 3 lots de *Arion lusitanicus* élevés en densité différentes, l'évolution de la charge biotique des 3 lots, à partir du mois de mars, est donnée en comparaison en grammes au dm² (les chiffres cerclés indiquent le nombre de limaces survivantes pour chaque lot)

Une génération de A.lusitanicus, parvenue au stade infantile de 0,10 g. a été divisée en trois lots de 5, 10 et 20 individus (lots A,B et C). Chaque lot est élevé pendant les trois premiers mois, dans des récipients de 100 $cm^2$, ensuite dans des boîtes de 420 $cm^2$.

Dans les récipients de 100 $cm^2$ le poids moyen le plus élevé, atteint au bout de 3 mois, est celui du lot A ; le lot B (réduit à 9 individus) vient ensuite, puis le lot C (réduit à 18 individus). Placées dans une plus grande surface, les limaces du lot A subissent en février, une baisse pondérale ; la meilleure croissance est celle du lot B : 9 Arions d'environ 0,6 g dans 420 $cm^2$, soit une densité de 2,4 au $dm^2$ (= 240 limaces au $m^2$). Pour un stade inférieur à 0,5 g la meilleure croissance correspondait à la densité de 5/$dm^2$ (=500/$m^2$)

Quant à la charge biotique maximale, elle est atteinte d'abord par le lot C (poids moyen des animaux = 5,7 g - N = 14, soit 333/m2 - charge biotique = 1,89 kg/$m^2$) et elle se maintient pour ce lot car un individu alors meurt. Le lot B, réduit à 8 individus, parvient à son tour à une charge biotique similaire (pm = 10,5g - N = 8 = 190/$m^2$ - charge = 2 kg/$m^2$) mais sans la dépasser, les animaux devenus adultes ne grossissant plus.

Expériences avec Helix aspersa

Trois lots âgés d'un mois (pm = 0,24 g) ont été placés dans des boîtes d'élevage de 441 cm2 dans les proportions suivantes : lot A = 12 escargots, lot B = 25, lot C = 50.

Après 2 mois d'élevage la taille des animaux et la charge biotique, extrapolée au m2, pour chaque lot furent les suivantes :

| | Lot A | Lot B | Lot C |
|---|---|---|---|
| N survivants .......... | 11 | 23 | 50 |
| poids moyen (g)........ | 2,5 | 1,8 | 1,1 |
| poids max.(g).......... | 4,68 | 3,48 | 2,7 |
| poids min.(g).......... | 1,1 | 0,54 | 0,18 |
| charge/m2 (kg)......... | 0,62 | 0,93 | 1,24 |
| N/m2.................. | 250 | 522 | 1136 |

Le mois suivant on constate un arrêt de la croissance chez les lots B et C. Seul le lot A continue à grossir et fournit une charge de 0,7 kg/m2. On note ensuite une mortalité chez les lots B et C et une reprise de croissance chez les escargots survivants.

Actuellement j'effectue l'élevage dans des enceintes bien plus grandes, ce qui permet d'obtenir, pour les élevages avec des animaux de plus de 0,5 g, des charges biotiques réelles au m2.

Pour la phase infantile (premier mois de croissance) les résultats, obtenus en 1981 en salle d'élevage climatisée, ont été les suivants :

7. Facteurs génétiques ou congénitaux

La plupart des espèces de Mollusques terrestres présentent, dans la nature, des populations dont la taille moyenne est différente. Par rapport à la taille "typique" de l'espèce, on pourra trouver des populations naines ou géantes.

Mes élevages expérimentaux ont montré que, en règle générale, le nanisme est provoqué par des facteurs du milieu défavorables à la croissance alors que le gigantisme est une potentialité génétique qui s'exprime avec des conditions du milieu satisfaisantes.

Il existe, chez Helix aspersa, des races géographiques (= sous-espèces) de grande taille : la race maxima (Helix aspersa maxima), vivant uniquement en Algérie et atteignant un poids de 20 à 40 g et des "souches" major d'un poids de 15 à 20 g. La descendance des individus de race maxima ou de taille major, convenablement élevée, atteint la taille des géniteurs, avec un temps de croissance similaire à celui de Helix aspersa de taille "normalis" (Chevallier, 1980).

Par contre, chez les Limaces rouges, le gigantisme (taille "gigas" = poids de l'animal dépassant 20 g) s'exprime au bout d'une croissance biennale, alors que la croissance des animaux non géantes est, le plus souvent, annuelle (Chevallier, 1974, 1977a).

Pour des escargots petits-gris de taille "normalis" (poids des adultes, convenablement élevés, compris entre 8 et 15 g), la différence de taille entre individus peut avoir une origine génétique.

Un élevage comparatif a été mené avec deux populations : l'une (lot A) provenant de géniteurs "tout venant" (poids moyen : 8-9 g), l'autre (lot B) de géniteurs sélectionnés de plus de 10 g. A l'issue d'une croissance annuelle (avec hibernation d'octobre à mars) les histogrammes pondéraux ont été faits pour les deux populations (fi. 4). Le taux des individus de plus de 10 g, par rapport à l'ensemble des escargots adultes obtenus, a été le suivant pour chaque lot :

lot A = 16,5 %

lot B = 61,6 %

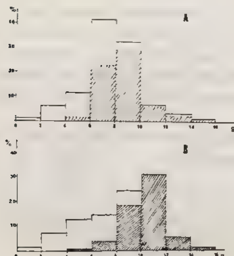



Fig. 4 - Histogrammes pondéraux à l'issue d'une croissance annuelle, de 2 générations d'escargots petits-gris de souche française (*Helix aspersa aspersa*). A : génération issue de géniteurs non sélectionnés (d'un poids moyen de 8-9 g). B : génération issue de géniteurs sélectionnés (de 10 g et plus). Diagrammes de fréquence en classes de taille de 2 g, en hachuré les escargots adultes "bordés"

Des facteurs congénitaux, mais apparemment non génétiques, peuvent aussi avoir des répercussions sur la croissance. Ainsi un escargot atteint de nanisme, nanisme provoqué par des conditions d'élevage défavorables, pondra, en général, des oeufs de petite taille, ce qui pourra induire, au départ, un handicap de taille pour les infantiles éclos, par rapport aux infantiles issus d'oeufs de taille normale.

J'ai aussi constaté que la descendance d'escargots stressés ou provenant d'un lot d'élevage ayant subi une épizootie présentait une croissance infantile faible et accompagnée d'une forte mortalité.

Une autre constatation a été faite par quelques auteurs : la tendance au nanisme s'observe chez des populations d'Helix aspersa qui correspondent à des isolats (populations isolées ne pouvant pas recevoir d'individus étrangers ou bien populations provenant d'une introduction due à l'Homme à partir d'un ou de quelques individus). Le nanisme pourrait, dans ce cas, avoir été provoqué par une variabilité insuffisante du stock génétique de la colonie (Chevallier, 1977 b).

8. Autres facteurs de croissance

Albonico (1948), constatant une mortalité chez des Arion rufus de variété rouge introduits en haute montagne alors que ceux de variété noire y prospéraient, avait élevé expérimentalement des limaces des deux variétés dans une atmosphère artificielle correspondant à une altitude de 2200 m. Cette expérience montra, qu'en effet, les limaces peu mélanisées avaient une croissance ralentie et présentaient une mortalité dans une telle atmosphère c'est-à-dire, dans un air ayant une pression et une teneur en oxygène plus faibles que l'air de basse altitude.

Laviolette et coll. (1959,1961) avaient étudié, de leur côté, les effets des rayonnements sur la croissance de Arion rufus : des doses de rayons X de 2000 et 3000 r n'ont pas d'effet négatif sur la croissance ; celle-ci devient même supérieure à celle des individus non irradiés ! La croissance est ralentie à des doses supérieures à 10 000 r et la léthalité s'observe, à plus ou moins long terme, avec des doses de 27 000 et 32 000r. Toutefois, à partir de 5000 r on constate des aberrations diverses dans la gamétogenèse et la destruction des gonies au dessus de 12 000 r.

On pourrait étudier, de la même façon, les effets sur la croissance des Mollusques terrestres de différents autres facteurs physiques ou chimiques, naturels ou dus aux activités humaines : teneur de l'air en produits chimiques et en particules, pH de l'eau de pluie, pesticides, herbicides et engrais de synthèse utilisés en agriculture,etc...

III - EFFETS BIOLOGIQUES PROVOQUES PAR DES FACTEURS DE CROISSANCE DEFAVORABLES

Les facteurs de croissance défavorables vont induire sur les animaux différents effets biologiques que nous allons énumérer.

1. Ralentissement ou arrêt passager de la croissance somatique et génitale

Avec un facteur de croissance défavorable assez peu accusé, la croissance somatique et le développement génital de l'animal sont ralentis et parfois même stoppés, mais ils peuvent reprendre lorsque le facteur stressant prend fin et souvent rattraper le stade pondéral et génital des individus non stressés (loi d'Abeloos).

2. Abaissement de la taille adulte. Phénomène de nanisme

Avec un facteur défavorable prolongé ou accusé, la taille adulte, atteinte par les animaux, sera plus faible que celle des individus s'étant développés dans des conditions satisfaisantes. A la limite, la limace ou l'escargot présenteront une taille naine tout en étant parvenus à maturité génitale.

Chez Helix aspersa ce nanisme peut présenter deux cas : ou bien le développement de la coquille est incomplet, ou bien la morphologie de la coquille est normale. Dans le premier cas l'animal, bien que sexuellement mûr, a une coquille de type juvénile non "bordée" (péristome non réfléchi et non calcifié) ; dans le second cas la coquille est la réplique, en plus petit, de la coquille normale du stade adulte.

3. Retard de la maturité sexuelle

Le ralentissement de la vitesse de croissance par un facteur défavorable se traduit souvent par un stade adulte atteint plus tardivement que dans le cas d'une croissance dans des conditions optimales.

4. Arrêt irréversible du développement génital

Un facteur particulièrement défavorable peut provoquer des altérations dans la gamétogenèse allant jusqu'à l'arrêt définitif de l'organogenèse de l'appareil génital.

Ainsi, Lusis (1966) avait constaté chez les Limaces rouges soumises à une humidité atmosphérique réduite une diminution de la taille de l'ovotestis, un nombre d'acini génitaux diminué et un nombre de spermatogonies très faible (le nombre des ovogonies étant moins fortement réduit).

Dans une même population de Mollusques le facteur stressant pourra parfois provoquer un effet différent selon les individus. Ainsi dans l'élevage de la figure 1, pour les deux limaces survivantes ayant subi des fortes variations de température, l'une parvint à une taille adulte à peu près normale mais avec un appareil génital resté au stade juvénile, l'autre atteignit la maturité sexuelle avec une taille naine.

Autre exemple (fig. 5) : celui d'une cohorte d'Arion lusitanicus ayant peut-être subi une surdensité. En juillet le polygone de fréquence de ce lot d'élevage montre un éclatement en deux groupes. A la fin août la cohorte se décompose en trois groupes : le groupe A (12 %) comprenent des adultes parvenus à une taille normale, le groupe B (56 %) des adultes nains et stériles et le groupe C (32 %), demeuré au stade juvénile, mais qui donnera des individus à croissance bisannuelle.

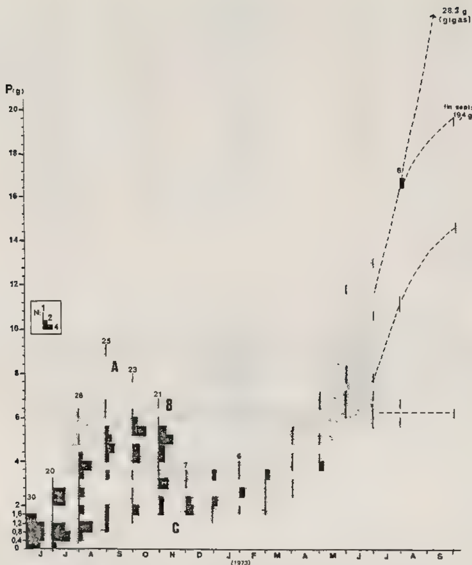



Fig 5 - Croissance hétérogène d'une génération de *Arion lusitanicus* A : animaux à croissance annuelle de taille normale. B : animaux parvenus au stade adulte plus tardivement et avec une taille naine. C : animaux à croissance biennale comprenant des individus atteignant une taille géante (*gigas*). Les chiffres indiquent le nombre de limaces survivantes

5. Léthalité rétroactive

J'ai pu constater, chez Helix aspersa, qu'une population d'élevage ayant subi un facteur de croissance fortement défavorable, présentait, après la période d'effet de ce facteur, une croissance moins bonne et un taux de mortalité plus fort qu'une population élevée simultanément dans des conditions satisfaisantes.

Voici, à titre d'exemple, le devenir, en élevage "2ème âge", des lots n° 2 et n° 4 de notre élevage en "nurserie 1er âge" : le lot n° 2 ayant été élevé en surdensité (Nl/m2 = 3592), le lot n° 4 en densité acceptable (Nl/m2 = 2230) :

| | Lot n° 1 | Lot n° 2 | Lot n° 3 | Lot n° 4 |
|---|---|---|---|---|
| surface du bac..... | 0,5m2 | 0,5 m2 | 0,27m2 | 0,5 m2 |
| t1................ | 6-17 juillet | 27 juillet | 18 juillet | 3 août |
| N1................ | 1746 | 1796 | 450 | 1115 |
| N1/m2............. | 3492 | 3592 | 1648 | 2230 |
| pm à t1 (g)........ | 0,026 | 0,026 | 0,026 | 0,026 |
| t2................ | 18 août | 28 août | 18 août | 3 sept. |
| N2................ | 836 | 700 | 296 | 707 |
| N2 /m2............ | 1672 | 1400 | 1084 | 1414 |
| taux de pertes..... | 52 % | 61 % | 34 % | 36 % |
| pm à t2 (g)........ | 0,30 | 0,19 | 0,47 | 0,43 |
| p max. à t2 (g).... | 1,2 | 1 | 1,3 | 1,5 |
| charge/m2 à t2 (kg) | 0,50 | 0,26 | 0,51 | 0,60 |

Pour la phase "2ème âge" les élevages, menés sous serre dans des chassis cimentés de plus de 1 m2 (figurés fig. 6), ont fourni en 1980, la meilleure productivité (charge biotique maximale) pour les deux lots suivants.

| | Lot n° 1 | Lot n° 2 |
|---|---|---|
| surface du chassis.......... | 1,38 m2 | 1,31 m2 |
| t1......................... | 14 août | 26 août |
| N1......................... | 811 | 592 |
| N1/m2.................... | 587 | 451 |
| poids moyen à t1 (g)..... | 0,50 | 0,54 |
| t2....................... | 18 sept. | 18 sept. |
| N2....................... | 586 | 515 |
| N2/m2.................... | 424 | 393 |
| taux de pertes........... | 27,7 % | 13 % |
| poids moyen à t2 (g)..... | 3,65 | 3,57 |
| charge à t2 (kg)......... | 2,14 | 1,84 |
| charge/m2 à t2 (kg)...... | 1,55 | 1,40 |

Ces diverses expérimentations montrent que, lorsqu'une certaine densité est dépassée ou lorsqu'une certaine charge biotique est atteinte, il se produit, en général, dans la population en élevage, une mortalité régulatrice permettant aux animaux survivants de poursuivre une croissance satisfaisante. Toutefois la surdensité entraine, trés souvent aussi un ralentissement de la croissance de la population.

LAZARIDOU – DIMITRIADOU et DAGUZAN (1981) ont constaté des résultats du même genre avec des Escargots des dunes (Euparypha pisana) élevés en laboratoire en densités différentes.

| | Lot n° 2 | Lot n° 4 |
|---|---|---|
| surface du chassis d'élevage (fig.6). | 1,31 m² | 1,38 m² |
| t1.................................. | 28 août | 3 sept. |
| N1.................................. | 700 | 707 |
| N1/m2............................... | 534 | 512 |
| poids moyen à t1(g)................. | 0,19 | 0,43 |
| t2.................................. | 28 sept. | 2 oct. |
| N2.................................. | 414 | 642 |
| N2/m2............................... | 316 | 465 |
| taux de pertes...................... | 40,8 % | 9,2 % |
| poids moyen à t2(g)................. | 2 | 2,2 |
| charge/m2 à t2 (kg)................. | 0,62 | 1,02 |

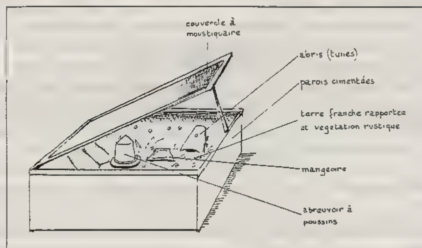



Fig. 6 - Châssis d'élevage intensif sous serre ( nurserie 2ᵉ âge)

Daguzan (1980), avec une expérimentation différente a obtenu des résultats qui paraissent illustrer le même phénomène.

La phase "1er âge" fut menée durant 42 jours dans des boîtes d'élevage de 0,081 m2 avec une densité initiale au m2 d'environ 24 700 infantiles venant de naître. Le poids moyen atteint à l'issue de cette phase fut de 0,10 g (valeur moyenne du diamètre de la

coquille : 7,8 ± 5,8 mm), la charge biotique étant de 1,78 kg/m2. Les animaux furent ensuite triés au crible et répartis en deux effectifs : ceux ayant une coquille de 6 mm et plus. ceux ayant une coquille de moins de 6mm. L'auteur a pu alors constater que l'effectif de moins de 6 mm présentait, en phase "2ème âge", une croissance plus faible et une mortalité plus forte que l'effectif de taille supérieure au départ. Ainsi, au bout de 42 jours d'élevage "2ème âge", on obtenait les résultats suivants :

| | D ⩾ 6mm | D < 6mm |
|---|---|---|
| Poids moyen à t1 (g).......... | 0,36 | 0,08 |
| poids moyen à t2 (g).......... | 1,52 | 0,59 |
| charge biotique/m2 à t1 (kg)... | 0,77 | 0,54 |
| id. à t2 - ... | 3,08 | 3,01 |
| taux de mortalité t1-t2...... | 5 % | 21 % |

Avec Euparypha pisana LAZARIDOU-DIMITRIADOU et DAGUZAN (1981) notèrent le même phénomène : mortalité et retard de la croissance chez les "groupes" d'escargots à forte densité, effet appelé par les auteurs "coefficient de retard de croissance".

6. Malformations de la coquille

Certains élevages d'escargots petits-gris, effectués dans une optique économique, ont abouti à un taux plus ou moins important d'animaux à coquille mal formée (coquilles naines à stries d'accroissement épaissies, à péristome non réfléchi, coquille "planorbaires" parfois à structure canaliculée...). De telles malformations sont pratiquement inconnues ou très rares dans le milieu naturel. Elles pourraient être dues, en élevage, à des carences alimentaires ou à un apport hydrique insuffisant ou, inversement, trop important.

L'expérimentation de la phase "engraissage" (de la taille de 1,5 g environ au stade adulte) que j'ai effectuée en utilisant différentes enceintes, semble montrer que des troubles du développement de la coquille résulteraient d'un apport hydrique insuffisant (Chevallier, 1981). En effet, la croissance de la coquille était normale en parc d'engraissage plein air et dans des chassis d'élevage sous serre, pourvus d'abreuvoirs (fig. 6) ; par contre le pourcentage d'animaux adultes nains et (ou) à coquille mal formée pourvait atteindre 48 % pour les individus engraissés dans des parcs sous serre dépourvus d'abreuvoirs (avec pour seul apport hydrique un arrosage vers 19 heures, arrosage effectué pour toutes les enceintes).

Une absence de carbonate de calcium dans le milieu d'élevage se traduit également par des coquilles mal formées et naines (Chétail et Fournier : comm.pers., travaux en cours non publiés).

IV - CONCLUSIONS

Beaucoup de facteurs du milieu et de facteurs biotiques influençant la croissance somatique et le développement génital des limaces et des escargots ont été assez bien déterminés grâce à des élevages expérimentaux comparatifs. Dans certains cas pourtant on a affaire à deux ou plusieurs facteurs se combinant et il est souvent difficile sinon impossible d'isoler le facteur responsable de l'effet constaté. C'est le cas, par exemple, de l'interférence température et apport hydrique ou température et éclairement. Autre exemple de complexité : le sol sur lequel évoluent les animaux, et dans lequel parfois ils s'enfouissent, apporte à ceux-ci divers éléments : eau, calcium et peut-être d'autres éléments chimiques ou organiques assimilables...

Par ailleurs, certains facteurs, provoqués en élevage, n'existent pas dans les conditions naturelles, ou bien existent mais à un degré moins accusé ou moins régulier : température à peu près constante, humidité relative de l'air peu variable, apport hydrique constamment présent ou fréquent, photopériode et éclairement artificiels, densités animales et charges biotiques importantes... Il faut donc se garder de transposer tous les phénomènes observés en élevage en lois valables dans le milieu naturel. Inversement, certains facteurs naturels ne peuvent être étudiés que "sur le terrain", car ils ne sont guère reproductibles en élevage. Il s'agit, par exemple, de la concurrence interspécifique, de la composition végétale d'un biotope, du phénomène de "grappes" constaté chez certaines espèces d'escargots, comme Euparypha pisana, dont les peuplements se présentent "en agrégats", etc.

Enfin, certains facteurs de croissance sont encore insuffisamment connus et les recherches doivent se poursuivre ou se développer pour mieux les cerner. Les facteurs alimentaires, en particulier, ont été très peu étudiés. Les divers éléments nutritifs sont à mettre en évidence, leur assimilation et leur métabolisme sont à expliciter. La biosynthèse des composés calciques constituant la coquille est à approfondir. Des expérimentations doivent aussi se multiplier quant aux effets de l'éclairement, sur la croissance d'une part et sur la reproduction, d'autre part.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES


ABELLOS, M., 1944 - Recherches expérimentales sur la croissance. La croissance des Mollusques Arionidés, Bull.bio.Fr.Belg 78 (3-4) : 215-256.

ALBONICO, R., 1948 - Die Farbvarietäten der grossen Wegschnecke, Arion empiricorum Fér., und deren Abhängigkeit von der Umweltbedingungen, Rev. Suisse Zool.,55 : 347-425.

BONAVITA, D., 1964 - Conditions écologiques de la formation de l'épiphragme chez quelques Hélicidés de Provence, Vie et Milieu,15 (3) : 721-755.

CHARRIER, M. et DAGUZAN, J. 1978 - Etude de la croissance de l'Escargot "Petit-Gris" Helix aspersa Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné), Haliotis 9 (1) : 15-18.

CHARRIER, M. et DAGUZAN, J. 1980 - Etude du bilan hydrique et de son évolution en fonction de la température et de l'humidité relative chez Helix aspersa Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné), Haliotis, 10 (1) : 33-36.

CHEVALLIER H. 1972 - Arionidae (Mollusca, Pulmonata) des Alpes et du Jura Français, Haliotis 2 (1) : 7-23.

CHEVALLIER,H. 1974 - Les grands Arion de France (Mollusca, Pulmonata). Taxonomie. Biogéographie. Ecologie. Polymorphisme. Croissance et cycle biologique. Thèse ronéotypée, Univ. de Paris VI, 234 p., 126 fig.

CHEVALLIER, H. 1977a - Observations sur le polymorphisme des Limaces rouges (Arion rufus Linné et Arion lusitanicus Mabille) et de l'Escargot Petit-Gris (Helix aspersa Müller), Haliotis, 6 : 41-48.

CHEVALLIER, H. 1977b - La variabilité de l'Escargot Petit-Gris, Helix aspersa Müller, Bull. Mus. nat. Hist. nat., 3ème série n° 448 (Zool.,n° 311) : 425-442.

CHEVALLIER, H. 1979 - Les Escargots : un élevage d'avenir. Edit. Dargaud (Rustica), coll. "La vie en vert" (1ère édit.), Neuilly-sur-seine, 96 p.

CHEVALLIER H. , 1980 - Résultats d'élevages expérimentaux appliqués de l'Escargot Petit-Gris (Hélix aspersa, sensu lato), Haliotis, 10 (1) : 49-52

CHEVALLIER, H. 1981 - Résultats expérimentaux pour la phase engraissage en parcs de l'Escargot Petit-Gris de France, l'Esc. Ecol., 11 : 13-20.

CROWELL, H.H. 1973 - Laboratory study of calcium requirements of the brown garden snail, Helix aspersa Müller, Proc. Malac. Soc. Lond, 40 : 491-503.

DAGUZAN, J. 1981 - Contribution à l'élevage de l'Escargot 'Petit-Gris" Helix aspersa Müller. Mémoire ronéotypé, édit. ITAVI, Rennes, 26 p.

DERAY, A. 1981 - Compte-Rendu de la réunion "Escargot". Edit. Centre Univ. d'Héliciculture-Labo. Zool. et Embryol. Fac des Sc. Besançon, 25 p.

FAVERIS, R. 1974 - Elevage de l'Escargot Helix aspersa, D.E.A. Biol.Animale, U.E.R. Sc. de la Vie, Luc-Sur-Mer (mémoire non paginé).

HOWES, N.H. et WELLS, G.P. 1934 - The water relation of snails and slugs. I.: Weight rythms in Helix pomatia L., J. exp. Biol., 11 : 327-343. II.: Weignt rythms in Arion ater L. and Limax flavus L., ibid : 344-351.

LAVIOLETTE, P. et CUIR, P. 1959 - Action des rayons X sur la gonade d'Arion rufus L., Arch. Anat. micr. Morph. Exp., 48 (1) : 25-47.

LAVIOLETTE P. et VOULOT, C. 1961 - Etude de la croissance des Mollusques irradiés, Bull. bio. Fr. Belg., 95 : 679-694.

LAZARIDOU-DIMITRIADOU, M. et DAGUZAN,J. 1981 - Etude de l'effet du "groupement" des individus chez Theba pisana (Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore), Malacologia, 20 (2) : 195-204.

LUSIS, O. 1966 - Changes induced in the reproductive system of Arion ater rufus L. by varying environamental conditions, Proc. Malac. Soc. Lond.,37 : 19-26.

MARCHIN, J. 1965 - Cutaneous regulation of evaporative waterloss in the common garden snail Helix aspersa, Naturwissenschaften, 52 : 18.

STERN, G. 1970 - Production et bilan énergétique chez la Limace rouge, la Terre et la Vie, n° 3 (1970) : 403-424.

STERN, G. 1975 - Effet de la température sur la production et la consommation chez Agriolimax reticulatus (Müll) en période de croissance, Bull. Ecol., 6 : 501-509.

VIANEY-LIAUD, 1975 - La variation pondérale de la croissance de la limace Milax gagates Drap. (Limacidés, Milacinés), Arch. Zool. exp. gén., 116 : 5-25.

Haliotis,12, 1982.
p. 47 à 60.

# REMARQUES SUR LES RENDEMENTS DE PRODUCTION CHEZ LES BIVALVES MARINS

par

Albert LUCAS

*Laboratoire de Zoologie*
*Faculté des Sciences & Techniques - 29283 BREST Cedex*

ABSTRACT : REMARKS ON PRODUCTION EFFICIENCY INDEX IN MARINE BIVALVES.

Based on divergent conceptions on the interpretation of metabolism of the species studied, different authors has not the same definition for energetic efficiency and particularly production efficiency index. The approach taken here was, first, to conduct a strict analysis of the physiological phenomenon of nutrition in marine Bivalves before establishing the energetic equations and finally defining the efficiency index. Definitions given by Crisp (1971), who confused assimilation and absorption, secretion and excretion, growth and production, were not considered. The equation used by Phillipson (1981) for energetic balance $A = P + R = C - FU$ and the definitions used by Macfadyen (1966) for the index : assimilation efficiency (A/C) ; gross production efficiency (P/C) ; net production efficiency (A/C) were adopted.

It was shown that, in Bivalves, consumption (C) at the siphon level (or edge of the mantle) should be considered instead of ingestion at the level of the mouth. In such case, the term F, covered not only the faeces but also the pseudofaeces. U represented nitrogeneous excretion i.e. the part of food which had been absorbed but not utilized. Absorption is the physiological phenomenon of nutrients transfer from the gut to the cells. Assimilation is defined as the useful part of the food intake, i.e. C - FU.

Discussion dealt mainly with production, which has been considered, by most authors, as only tissue growth (Pg) and reproductive output (Pr). However, in accordance with Duvigneaud (1974), two other terms were added. Firstly, tissue loss (Pe) (e.g. by predation) which has never taken into account in tissue growth. Secondly, secretory products (Ps) which include, in Bivalves, organic materials used in shell (Pss), in mucus (Psm) and in byssus (Psb). Hence $P = Pg + Pr + Ps + Pe$.

Owing to the importance of the term Pg, which is the only parameter in the equation capable of having negative values (due to total or partial starvation), two other index were defined : gross growth efficiency Pg/C and net growth efficiency Pg/A.

Energetic balance established in litterature since 1961 were examined. Annual net growth efficiency was between 20 to 60 %. It was found to be higher among younger animals than older ones. Monthly net growth efficiency in adults has an ecophysiological interest. It can be negative (i.e. in winter or summer), indicating a vulnerable period due to physiological disequilibrium among the population. These results showed the importance of production index both in aquaculture and in ecology.

RESUME :

Les définitions des rendements énergétiques, et en particulier des rendements de production, sont différentes selon les auteurs, par suite de conceptions divergentes sur l'interprétation du métabolisme des espèces étudiées. La démarche proposée est d'établir une analyse rigoureuse des phénomènes physiologiques de la nutrition des Bivalves marins, avant d'établir les équations énergétiques, et, par suite, définir les indices de rendement. Les définitions de Crisp (1971) qui confond assimilation et absorption, sécrétion et excrétion, croissance et production, sont écartées. Nous avons adopté l'équation de Phillipson (1981) pour les bilans énergétiques : A = P + R = C - FU, et les définitions de Macfadyen (1966) pour les indices : rendement d'assimilation (A/C) ; rendement brut de production (P/C) ; rendement net de production (A/C).

Il est montré que chez les Bivalves, ce n'est pas l'ingestion proprement dite (au niveau de la bouche) qui doit être prise en compte, mais la consommation (C) au niveau des siphons ou du bord du manteau. Dans ce cas le terme F recouvre non seulement les fécès, mais aussi les pseudo-fécès. U représente l'excrétion azotée, c'est-à-dire la part absorbée mais non utilisée de la nourriture. L'absorption est le phénomène physiologique du passage des aliments du tube digestif aux cellules. L'assimilation est interprétée comme la partie utilisée de la prise de nourriture, c'est-à-dire qu'elle correspond à la consommation (C) moins ce qui n'est ni utilisé ni utilisable dans la nourriture (FU). La discussion principale porte sur la production, dont les composantes ont été réduites à la croissance tissulaire (Pg) et à l'émission des produits de la reproduction (Pr) par la plupart des auteurs. En accord avec Duvigneaud (1974), deux autres composantes ont été ajoutées : les parties de tissus éliminées, par exemple par prédation, qui ne sont pas prises en compte dans la croissance tissulaire (Pe) et les produits de sécrétions (Ps) qui, chez les Bivalves, correspondent à la matière organique de la coquille (Pss), au mucus (Psm), au byssus (Psb). Ainsi P = Pg + Pr + Ps + Pe.

Par suite de l'importance de Pg, qui est le seul paramètre qui peut devenir négatif (par exemple en cas de jeûne total ou partiel) deux autres indices sont définis : le rendement brut de croissance Pg/C et le rendement net de croissance Pg/A.

Les résultats établis dans la littérature sur les bilans énergétiques des Bivalves depuis 1961 sont examinés. Les rendements nets de production annuels se situent entre 20 et 60 %. Ils sont plus élevés pour les jeunes classes que les classes âgées. Les rendements nets de production mensuels ont, chez les adultes, un intérêt écophysiologique. Ils peuvent devenir négatifs (par exemple en hiver ou en été), ce qui indique, pour les populations considérées, des périodes de vulnérabilité dues à un déséquilibre physiologique. Ces résultats montrent l'intérêt des indices de production (et de croissance), aussi bien en aquaculture qu'en écologie.

INTRODUCTION :

Les études sur les Bivalves Marins où les rendements de production sont calculés montrent, d'un auteur à l'autre, une disparité dans la conception même des rendements. Aussi est-il nécessaire, avant de commenter les résultats obtenus, de redéfinir ces notions et de lever les ambigüités qui se sont établies à leur sujet.

Les causes de cette confusion ont une double origine. D'une part la confusion peut provenir de l'interprètation du mode de nutrition des Bivalves chez lesquels la nourriture a deux barrières à franchir avant d'être ingérée. Si l'on prend en considération la nourriture qui passe le bord du manteau (limite entre le milieu naturel et l'animal) ou celle qui passe la bouche (ingestion proprement dite) il va de soi que les définitions et les résultats ne sont pas les mêmes, car tout ce qui pénètre la cavité palléale ne pénètre pas forcément dans le tube digestif. D'autre part une confusion supplémentaire a été créée du fait que tous les auteurs n'ont pas défini de la même façon la notion de "production" et ses modes de calcul. Il s'agit en apparence d'un problème de vocabulaire, mais en réalité, comme nous le verrons, les divergences constatées reposent sur des compréhensions différentes du métabolisme chez les animaux.

Compte-tenu de ces remarques, notre étude comprendra trois parties : une analyse de la nutrition des Bivalves, une définition des indices de production, un commentaire sur les résultats les plus caractéristiques.

## I - ANALYSE DE LA NUTRITION POUR DEFINIR CONSOMMATION ET PRODUCTION CHEZ LES BIVALVES

### A - Analyse de la nutrition lorsqu'il y a consommation à partir du milieu :

Il est nécessaire d'avoir une bonne compréhension des phénomènes de la nutrition pour conduire correctement les calculs de bioénergétique. C'est pourquoi il a été jugé utile de représenter sur un schéma (figure 1) les différentes séquences de la transformation de la nourriture entre le milieu extérieur et les organes de l'animal. A partir de ce schéma général, nous analyserons successivement certaines séquences.

Consommation (C)

La figure 1 montre que, chez les Bivalves, on ne peut confondre consommé et ingéré. En effet, il apparaît que consommé = ingéré + non ingéré, ce dernier terme étant représenté par les pseudofèces (phénomène de récrétion). Les pseudofèces sont formés en permanence, aussi bien par les larves que par les adultes de Bivalves. Lorsque la concentration en particules du milieu est relativement faible, la quantité de pseudofèces formée est peu élevée. Par contre, si la concentration en particules atteint un certain seuil, la quantité de pseudofèces devient considérable, c'est le niveau de formation des pseudofèces (Winter, 1978).

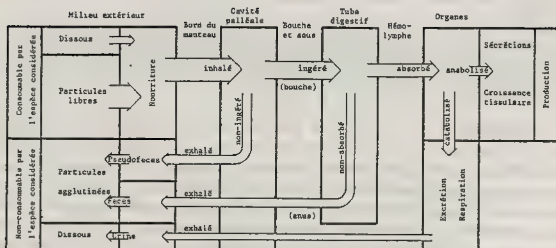



Figure 1 - Représentation schématique des échanges de nourriture et de métabolites entre un Bivalve et le milieu extérieur.

Ingestion et consommation n'étant pas synonymes, quel est le terme qu'il convient de prendre en considération ? Deux faits plaident en faveur de la consommation. D'une part les pseudofèces ne sont pas consommables par l'espèce considérée, ils sont donc éliminés du milieu extérieur comme nourriture. Ils sont aussi éliminés des mesures de "concentrations particulaires" sur lesquelles sont basées les données "d'éclaircissement du milieu", qui représente une mesure indirecte, mais très fréquemment employée, de la consommation particulaire par les Bivalves.

D'autre part, les pseudofèces ne peuvent généralement pas être distingués des fèces. Quand on peut les récupérer et les mesurer, c'est donc toujours l'ensemble pseudofèces + fèces (F) qui est pris en considération. Cette fois on ne peut distinguer le non-ingéré du non-absorbé, et une fois de plus la mesure de l'ingestion apparaît difficile sinon impossible à réaliser.

En définitive, c'est la première barrière : le bord du manteau (qui peut être différencié en siphons) qui sera le niveau de mesure de la nourriture utilisée. Cette nourriture peut être particulaire (phytoplancton, particules inertes et bactéries) ou constitutée de substances dissoutes (minérales ou organiques) (Lubet, 1978 ; Amouroux, 1982).

Production (P)

La figure 1 montre que la production a deux composantes physiologiques : d'une part la croissance tissulaire (Pg) qui se manifeste au niveau de tous les organes de l'animal et, d'autre part, les sécrétions (Ps) au niveau de certains organes spécialisés.

Contrairement à tous les autres paramètres des équations énergétiques, la "croissance" tissulaire n'est pas forcément positive ou nulle. Elle peut devenir négative (amaigrissement). On doit donc donner à "croissance" un sens large et peut-être serait-il préférable de parler de "variations de biomasse, $\delta b$" (Duvigneaud, 1974). Nous n'employons le symbole Pg que pour être en accord avec les auteurs les plus nombreux et les plus récents (Phillipson, 1981). En outre, contrairement à la plupart des auteurs, mais en accord avec Duvigneaud (1974), nous ne négligeons pas le fait qu'une part des tissus élaborés peut être éliminée pour des causes diverses (parties mortes, parties prélevées par des prédateurs, etc.). Cette part éliminée n'étant pas prise en compte lors des pesées mesurant la croissance tissulaire, il est nécessaire de les comptabiliser à part (Pe). A titre d'exemple, cela a été fait par Hodgson (1982) pour la prédation des siphons chez *Scrobicularia plana*.

Les sécrétions correspondent à l'élaboration (anabolisme) par des cellules spécialisées (glandulaires) de productions spécifiques qui sont éliminées des cellules d'origine, soit à l'extérieur de l'organisme (sécrétion exocrine), soit dans le milieu intérieur de l'organisme (sécrétion endocrine). Cette dernière fonction ne porte que sur des doses infimes chez les Bivalves et ne sera donc pas prise en considération. Par contre, les sécrétions exocrines des Bivalves sont très variées.

Les gamètes, produits par les gonades ou glandes sexuelles, sont représentés par des cellules spécialisées (spermatozoïdes ou ovocytes) parfois accompagnées de substances (voir de cellules nourricières) sécrétées par des cellules ou glandes somatiques de l'appareil reproducteur. Pour diverses raisons (Lucas, 1982), la production de gamètes est délicate à évaluer chez les Bivalves. L'énergie utilisée pour l'émission des gamètes est le plus souvent comptabilisée à part des autres sécrétions, en raison de l'importance et du caractère particulier de la fonction reproductrice (Pr).

La coquille (Pss), de nature proteïno-calcaire, est produite par le manteau. C'est une sécrétion rémanente de structure très complexe qui non seulement caractérise les Mollusques et donc les Bivalves, mais encore joue un rôle essentiel dans l'organisation et le fonctionnement de ces animaux. L'importance de la coquille a été fort bien comprise sinon exagérée par la plupart des malacologistes. Ainsi, ce produit de sécrétion a-t-il suffit, dans bien des cas, pour décrire de nouvelles espèces et sert-il toujours de référence pour les mesures linéaires (impossibles sur un organisme mou...). Il n'en reste pas moins que ce n'est pas un organe et que les comparaisons taille-poids, chez les Mollusques, n'ont pas la même

signification physiologique que dans d'autres groupes, les poissons par exemple. En bioénergétique, rappelons que seul le poids sec de la matière organique de la coquille est pris en compte.

Le mucus (Psm) produit par les cellules muqueuses du manteau et des branchies est une sécrétion constante et relativement abondante, mais difficile à apprécier.

Le byssus (Psb), produit par la glande byssogène, n'existe, à l'état adulte, que chez certaines espèces. Parfois, la production qu'il représente est négligeable, c'est le cas par exemple chez *Chlamys varia* de la rade de Brest (Shafee et Lucas, 1982), dans d'autres cas il doit être pris en compte, par exemple chez *Chlamys islandica* (Vahl, 1981).

*Remarque :* Les sécrétions (Ps) et les productions liées à la reproduction (Pr) ne sont comptabilisées que lorsqu'elles quittent l'organisme, c'est-à-dire au moment de leur émission. Au cours de leur élaboration ou de leur stockage dans les cellules glandulaires, elles sont comptabilisées au titre de la "croissance" tissulaire (Pg).

Catabolisme

Pour calculer les rendements de production, il est nécessaire de connaître la quantité d'énergie fournie par le catabolisme, c'est-à-dire par la fermentation et/ou la respiration (R). Par souci de simplification, nous n'examinerons pas le cas de la fermentation, modalité pourtant régulière chez les Bivalves, principalement lors de la fermeture des valves (Lutz et Rhoads, 1977, 1980).

Quant à la respiration, il faut préciser qu'elle recouvre en réalité trois phénomènes : (1) consommation (notamment d'$O_2$ dissous), rejet (notamment de $CO_2$ dissous), (3) catabolisme de substances organiques. Les deux premiers ont lieu au niveau des branchies, le troisième dans toute cellule de l'organisme. C'est ce troisième phénomène qui intéresse la bioénergétique, mais c'est le premier phénomène : la consommation d'oxygène, qui sert à l'évaluer. Rappelons que l'énergie produite par le catabolisme est utilisée par l'anabolisme (croissance tissulaire et sécrétions) et par le fonctionnement de tous les organes, y compris des muscles qui, dans certains cas, provoquent des déplacements de l'animal. La consommation d'oxygène par les poïkilothermes est un phénomène complexe qui dépend de facteurs externes (température, oxygénation) et internes (état de réplétion, activité musculaire). Thomson et Bayne (1972) ont défini trois niveaux de consommation d'oxygène en fonction de la réplétion : "Standard, routine, active".

Le terme "excrétion" correspond à l'élimination de produits azotés, qui se fait essentiellement par les reins, parfois les branchies. Actuellement, la tendance est d'élargir

la notion d'excrétion en la définissant comme l'"ensemble des mécanismes dont disposent les animaux pour maintenir leur milieu intérieur dans un état compatible avec l'exercice de leurs fonctions vitales" (Martoja, 1981). L'étude quantitative et qualitative de l'urine renseigne sur la part de protides utilisée dans le catabolisme. Dans les bilans énergétiques, à condition qu'ils ne soient pas inclus dans le calcul de l'"assimilation", les produits d'excrétion (U) peuvent être comptabilisés avec le non-ingéré et le non-absorbé pour constituer l'ensemble des produits non-utilisés dans la nourriture consommée, souvent designés par la formule FU (Duvigneaud, 1974 ; Phillipson, 1981).

Absorption et Assimilation

L'absorption est un phénomène physiologique qui se traduit concrètement par le transfert de la nourriture du tube disgestif aux cellules actives de l'organisme, avec traversée de la paroi digestive et transport par l'hémolymphe (voir figure 1). Une partie de la nourriture absorbée constituée de produits azotés est aliminée sous forme de catabolites organiques (excrétion urinaire). En bioénergétique, cette partie excrétée de la nourriture absorbée est considérée comme non-assimilée. En conséquence, l'assimilation (A) correspond à la somme production + respiration (comme le montre la figure 1) ou encore à la différence C - FU comme le montre la figure 2.

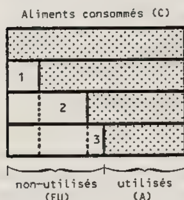



Figure 2 - Schéma illustrant la formulation
$C = A + FU$

1 Pseudofecès (F)
2 Fecès (F)
3 Urine (U)

Ainsi, l'équation générale du bilan énergétique d'un animal qui se nourrit s'écrit :

$A = P + R = C - FU$ (Phillipson, 1981) (I)

Assimilation = Production + Reproduction = Consommation - Fèces urine

Dans cette équation : $P = Pg + Pr + Ps + Pe$ (II)

Production = Croissance tissulaire + Reproduction + Sécrétions + Tissus éliminés et, comme nous l'avons vu ci-dessus, Ps se décompose en Pss (coquille), Psm (mucus), Psb (byssus).

Modalités des mesures de consommation et de production

Les modalités des mesures diffèrent en fonction des paramètres étudiés. Ainsi, dans le cas des productions cumulatives (croissance tissulaire, dépôt de coquille ou de byssus) les mesures sont instantannées. Au contraire, dans le cas de productions continues non-cumulatives (mucus, urine, nourriture, oxygène) les mesures durent plusieurs heures et s'effectuent le plus souvent sur des animaux transférés au laboratoire.

B - Cas particulier du jeûne et formulations de la consommation

Lorsqu'il y a jeûne, c'est-à-dire absence totale de nourriture en provenance du milieu extérieur ($C = 0$), il est préférable d'avoir recours à l'analyse physiologique avant d'établir toute équation énergétique. La figure 3 illustre cette analyse :

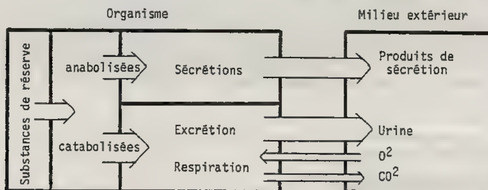



Fig. 3 - Représentation schématique de l'activité nutritionnelle d'un Bivalve en état de jeûne.

La consommation des réserves tissulaires (Pg) permet à l'animal d'assurer ses fonctions essentielles : respiration (R), excrétion (U), sécrétion (Ps). En état de jeûne, Pg, qui est consommé, devient négatif, Ps demeure positif, Pr et Pe sont nuls (ou exceptionnellement positifs). Cette analyse montre qu'il est nécessaire de décomposer P en ses éléments constitutifs pour bien exprimer le nouvel équilibre énergétique, qui, d'après les équations (I) et (II) devient :

$$-Pg = Ps + R + U \qquad \text{(III)}$$

Nota : -Pg est positif puisque Pg est négatif.

Lorsque la nourriture du milieu extérieur est insuffisante (par exemple en période hivernale) l'animal se trouve dans un état intermédiaire où ses ressources alimentaires sont mixtes : externes (C) et internes (-Pg). On peut alors formuler cette consommation par l'équation suivante :

$$C - Pg = Pr + Ps + Pe + R + FU \qquad \text{(IV)}$$

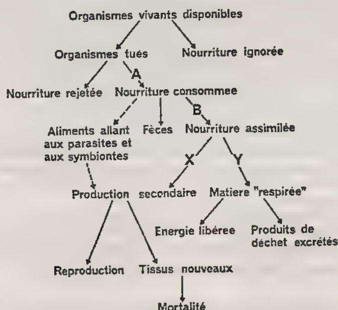
Enfin, quand la nourriture du milieu est suffisante et qu'en conséquence Pg redevient positif, il est préférable d'exprimer la consommation par l'équation suivante :

$$C = Pg + Pr + Ps + Pe + R + FU = P + R + FU \qquad (V)$$

Il va de soi que les équations (III), (IV) et (V), déductibles des équations (I) et (II), ne sont que des variantes destinées à mettre en valeur les sources de nourriture selon les circonstances.

## II - LES DEFINITIONS DES RENDEMENTS DE PRODUCTION

Dès 1966, Macfadyen donnait des définitions explicites des rendements de production et d'assimilation, dont il définissait toutes les composantes à l'aide d'une figure analytique (Figure 4).




— Diagramme de flux d'énergie pour un phytophage ou un carnivore. Les voies indiquées en pointillé, relativement peu importantes, ne sont généralement pas prises en considération.

$$\text{Rendement} : \frac{\text{Assimilation}}{\text{Consommation}} = \frac{B}{A} \qquad \text{Rendement} : \frac{\text{Production}}{\text{Assimilation}} = \frac{X}{B}$$

$$\text{Rendement} : \frac{\text{Production}}{\text{Consommation}} = \frac{X}{A} \qquad \text{Rapport} : \frac{\text{Respiration}}{\text{Production}} = \frac{Y}{X}$$

Figure 4 - Organigramme et définitions établis par Macfadyen (1966).
*Extrait de "La Terre et la Vie", vol. 4, p. 365.*

Ce texte de Macfayden, qui est la traduction française d'un rapport présenté au Programme Biologique International (Varsovie, 1966), était consacré aux Invertébrés terrestres, mais du fait de sa valeur générale, il pouvait être appliqué à tout organismes animal. C'est ce qui a été fait chez les animaux terrestres, y compris les mollusques (Lamotte et Bourlière, 1967). Cependant, pour les Invertébrés benthiques marins, c'est Crisp (1971) qui a établi, toujours dans le cadre du Programme Biologique International, les définitions et modes de calcul de la production. Les conceptions de cet auteur ne concordent pas totalement avec celles de Macfadyen, comme le montrent les définitions suivantes :

Consumption (C) *Total intake of food or energy.*
Egesta (F) *That part of the consumption that is not absorbed but is voided as faeces.*
Absorption (Ab) *That part of the consumed energy that is not rejected as faeces.*
Excreta (U) *That part of the consumption that is absorbed and later passed out of the body as secreted material, usually in an unwanted form as, for example, in the urine. Many organisms produce a number of other exudates such as milk, mucus, shed cuticle, nematocysts etc. which are released from the organism under various circumstances. All such exudates, with the exception of gonoproducts, will be regarded as parts of the "excreta" in this work. The combined energies* F + U *are sometimes referred to as rejecta.*
Assimilation (A) *That part of the consumption that is utilised for physiological purposes, namely, for production (including gonoproducts) and respiration, but excluding* rejecta.
Production (P) *That part of the assimilated food or energy that is retained and incorporated in the biomass of the organism but excluding the reproductive bodies released from the organism. This may also be regarded simply as "growth".*
Respiration (R) *That part of the assimilated energy that is converted into heat either directly or through mechanical work performed by the organism.*
Gonad output (G) *That part of the absorbed energy that is released as reproductive bodies. Because of its great importance in survival and recruitment this part of the energy flow is separated from excreta* (U) *and production* (P) *though some authors might regard it as being a contribution towards either of these elements of energy flow.*

$$\text{Consumption,} \quad C = P + R + G + U + F \qquad (1)$$
$$\text{Absorption,} \quad Ab = C - F = P + R + G + U \qquad (2)$$
$$\text{Assimilation,} \quad A = P + R + G \qquad (3)$$
$$\text{Coefficient of efficiency of Assimilation (Absorption)} = \frac{Ab}{C} = \frac{C - F}{C} \qquad (4)$$
$$\text{Coefficient of growth efficiency} = \frac{\Delta B}{C} = \frac{P + G}{C} \qquad (5)$$

On constate des contradictions et des confusions dans les définitions de Crisp. Ainsi distingue-t-il absorption et assimilation dans les équations (*2*) et (*3*), mais les confond-il dans l'équation (*4*) ; l'urine n'est pas considérée comme résultant d'une excrétion, mais d'une sécrétion ("secreted material"), c'est pourquoi ce produit du catabolisme est amalgamé avec les sécrétions glandulaires, produits de l'anabolisme. Enfin, il n'établit pas de distinction entre production et croissance (d'où l'expression "growth efficiency" au lieu de "production efficiency"). Le vocabulaire de Crisp a été adopté par la plupart des benthologues marins et particulièrement par les malacologistes, mais ces formules ont nécessité des réajustements qui ont pu différer d'un auteur à l'autre.

Pour notre part nous nous en tiendrons aux équations (I) et (II) établies précédemment et nous définirons comme suit les rendements énergétiques :

Rendement d'assimilation (Assimilation efficiency) $= \frac{A}{C} = \frac{P + R}{C} = \frac{C - FU}{C} = \frac{P + R}{P + R + FU}$

Rendement brut de production (Gross production efficiency) $= \frac{P}{C} = \frac{Pg + Pr + Ps + Pe}{C} = \frac{P}{P + R + FU}$

Rendement net de production (Net production efficiency) $= \frac{P}{A} = \frac{Pg + Pr + Ps + Pe}{A} = \frac{P}{P + R}$

Rendement brut de croissance (Gross growth efficiency) $= \frac{Pg}{C} = \frac{Pg}{P + R + FU} = \frac{Pg}{Pg + Pr + Ps + Pe + R + FU}$

Rendement net de croissance (Net growth efficiency) $= \frac{Pg}{A} = \frac{Pg}{P + R} = \frac{Pg}{Pg + Pr + Ps + Pe + R}$

Lorsque Pg est négatif, les rendements de croissance sont négatifs, lorsque Pg est négatif et de valeur absolue supérieure à Pr + Ps + Pe, les rendements de production sont négatifs. Dans la pratique, les rendements sont plus souvent exprimés en pourcentage qu'en valeurs décimales.

## III - EXAMEN DES TRAVAUX PUBLIES

Les études qui portent sur des bilans énergétiques dans des populations de Bivalves et qui, de ce fait, fournissent des éléments pour le calcul des rendements énergétiques ont été relativement nombreuses depuis 1961 comme le montre le Tableau 1. Dans ces travaux, les mesures de production ont été faites, pour les adultes, soit annuellement, soit mensuellement.

| | | | |
|---|---|---|---|
| KUENZLER | 1961 | *Modiolus demissus* | (Mytilidae) |
| HUGUES | 1970 | *Scrobicularia plana* | (Scrobiculariidae) |
| TREVALLION | 1971 | *Tellina tenuis* | (Tellinidae) |
| WIDDOWS et BAYNE | 1971 | *Mytilus edulis* | (Mytilidae) |
| DAME | 1972 | *Crassostrea virginica* | (Ostreidae) |
| BERNARD | 1974 | *Crassostrea gigas* | (Ostreidae) |
| FUJI et HASHIZUME | 1974 | *Patinopecten yessoensis* | (Pectinidae) |
| LANGEFOSS et MAURER | 1975 | *Crassostrea virginica* | (Ostreidae) |
| JORGENSEN | 1976 | *Mytilus edulis* | (Mytilidae) |
| TSIKHON-LUKANINA | 1976 | *Mytilaster lineatus* | (Mytilidae) |
| | | *Teredo navalis* | (Teredinidae) |
| HIBBERT | 1977 | *Mercenaria mercenaria* | (Veneridae) |
| MAKSIMOVICH | 1978 | *Mya arenaria* | (Myidae) |
| IVELL | 1979 | *Cerastoderma glaucum* | (Cardiidae) |
| RHODHOUSE | 1979 | *Ostrea edulis* | (Ostreidae) |
| SHAFEE | 1979 | *Perna viridis* | (Mytilidae) |
| GRIFFITHS | 1980 | *Chloromytilus meridionalis* | (Mytilidae) |
| NEWELL et BAYNE | 1980 | *Cerastoderma edule* | (Cardiidae) |
| VAHL | 1981 | *Chlamys islandica* | (Pectinidae) |
| SHAFEE et LUCAS | 1982 | *Chlamys varia* | (Pectinidae) |

Tableau 1 - Principales publications sur les bilans énergétiques de Bivalves.

Bilans annuels

Plus faciles à établir, ils sont de loin les plus fréquents. En général, les auteurs les ont appliqués à des populations naturelles, mais ils peuvent aussi être utilisés en aquaculture pour comparer des lots soumis à des méthodes culturales différentes.

Les valeurs trouvées par les auteurs pour le rendement net de production annuel se situe entre 20 et 60 % : ce sont les limites que Winberg avait signalées dès 1971 pour les Invertébrés marins. Il faut remarquer que pour une même population, le rendement peut varier d'une année sur l'autre en fonction des conditions climatiques. Ce fait a été mis en évidence chez *Chlamys varia* de la rade de Brest, au cours de deux années successives d'étude (Shafee et Lucas, 1982). En outre, les rendements de production sont toujours plus élevés pour les jeunes classes que pour les classes âgées. En conséquence, la production d'une population augmente lorsqu'il y a une prédation sur les classes âgées : c'est le cas par exemple dans une exploitation rationnelle d'un banc de coquillages où les engins de pêche ne prélèvent que les individus de grande taille.

Bilans mensuels et saisonniers

Si les mesures sont effectuées, classe par classe, selon un rythme mensuel, les variations des rendements de production, outre leur intérêt écologique, acquièrent un intérêt physiologique. En effet, les rendements calculés permettent de rendre compte de façon suffisamment fine des variations de l'activité métabolique des individus d'une classe donnée. En particulier, le rendement net de production mensuel ou le rendement net de croissance mensuel constituent d'excellents indices écophysiologiques pour les individus d'une population naturelle ou d'élevage. Ainsi, Shafee er Lucas (1972) ont mis en évidence, chez *Chlamys varia* de la rade de Brest, deux périodes critiques qui se caractérisent par des rendements nets de production négatifs : en hiver quand la nourriture est insuffisante, en été au moment ou après l'émission des gamètes. Des constats similaires ont été faits chez *Chlamys islandica* par Vahl (1981) qui a regroupé ses données mensuelles en trois périodes : été, automne et hiver, printemps. Ce regroupement simplifie l'exposé, mais provoque en contrepartie, une perte de précision dans l'analyse. La même remarque pourrait être faite pour un autre Pectinidae, *Patinopecten yessoensis* dont les données énergétiques n'ont été fournies que tous les deux mois par Fuji et Hashizume (1974).

CONCLUSION :

Les rendements de production ne peuvent être calculés que si l'on connaît non seulement la production (croissance tissulaire et sécrétions) mais aussi les dépenses énergétiques de la respiration. Or, l'évaluation de la respiration (qui est influencée par divers facteurs dont la température) ne se fait généralement qu'au laboratoire, pendant un laps de temps de quelques heures. C'est à partir de ces données, multipliées par le nombre d'heures, qu'il y a dans un mois ou dans un an, que les rendements de production mensuels ou annuels sont établis. On comprend dès lors à quel point les résultats obtenus sont approximatifs, surtout ceux des bilans énergétiques.

Cependant, malgré cette imprécision, les rendements de production annuels permettent d'apprécier le rôle bioénergétique des diverses populations d'un écosystème. Mais, les bilans établis sur de plus courtes périodes : le mois pour l'adulte, la quinzaine pour le juvénile, la semaine pour la postlarve, le jour pour la larve, apportent beaucoup plus d'informations, aussi bien en écologie qu'en physiologie. Aussi, serait-il souhaitable qu'ils soient plus souvent utilisés, non seulement dans l'étude des populations naturelles, mais aussi dans celle des élevages.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES


AMOUROUX, J.M., 1982 - Utilisation d'une suspension monospécifique d'algues par *Venus verrucosa* (Bivalves) en milieu confiné. *Malacologia* (sous presse).

BERNARD, F.R., 1974 - Annual biodeposition and gross energy budget of mature Pacific oysters, *Crassostrea gigas*. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 31 : 185-190

CRISP, D.J., 1971 - Energy flow measurements. In "Methods for the study of marine benthos", IBP hand book n° 16, edited by N.A. Holme and A.D. Mc Intyre, Blackwell Scientific Publication, Oxford : 197-279

DAME, R.F., 1972a - The ecological energies of growth, respiration and assimilation in the intertidal american oyster, *Crassostrea virginica*. *Mar. Biol.*, 17 : 243-250

DUVIGNEAUD, P., 1974 - La synthèse écologique. Doin Ed. Paris : 296 p.

FUJI, A., et HASHIZUME, M., 1974 - Energy budget for a japanese common scallop, *Patinopecten yessoensis* (Jay) in Matsu Bay. *Bull. Fac. Fish. Hokkaïdo Univ.*, 25 (1) : 7-19

GRIFFITHS, R.J., 1980 - Filtration, respiration and assimilation in the black mussel *Chloromytilus meridionalis*. *Mar. Ecol.*, (Prog. ser.), 3 (1) : 63-70

HIBBERT, C.J., 1977 - Energy relations of the bivalve *Mercenaria mercenaria* on an intertidal mud-flat. *Mar. Biol.*, 44 : 77-84

HODGSON, A.N., 1982 - Studies of wound healing, and an estimation of the rate of regeneration of the siphon of *Scrobicularia plana* (da Costa). *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, 62 : 117-128

HUGHES, R.N., 1970 - An energy budget for a tidal-flat population of the bivalve *Scrobicularia plana* (da Costa). *J. Anim. Ecol.*, 39 : 357-381

IVELL, R., 1979 - The biology and ecology of a brackhish lagoon bivalve, *Cerastoderma glaucum* Brugnière, in an English lagoon, The Widewater, Sussex. *J. moll. Stud.*, 45 : 383-400

JØRGENSEN, C.B., 1976 - Growth efficiencies and factors controlling size in some mytilid bivalves, especially *Mytilus edulis* L. ; a review and interpretation. *Ophelia*, 15 : 175-192

KUENZLER, E.J., 1961 - Structure and energy flow of a mussel population in a Georgia salt marsh. *Limnol. Oceanogr.*, 6 : 191-204

LAMOTTE, M., et BOURLIERE, F., 1967 - Problèmes de productivité biologique. Masson Ed. Paris, 1 vol. : 246 p.

LANGEFOSS, C.M., et MAURER, D., 1975 - Energy partitioning in the American oyster, *Crassostrea virginica* (Gmelin). *Proc. Natl. Shellfish Assoc. Md.*, 65 : 20-25

LUBET, P.E., 1978 - Nutrition des Lamellibranches (Huîtres, Moules). *Oceanis*, 4 (1) : 23-54

LUCAS, A., 1982 - Evaluation of reproductive effort in Bivalve molluscs. *Malacologia*, 22 : 183-187

LUTZ, R.A., et RHOADS, D.C., 1977 - Anaerobiosis and a theory of growth line formation. *Science*, 198 : 1222-1227

LUTZ, R.A., et RHOADS, D.C., 1980 - Growth patterns within the molluscan shell. An overview. In "Skeletal growth of aquatic organisms", Rhoads and Lutz Ed., Plenum Publ. Co.

MACFADYEN, A., 1966 - Les méthodes d'étude de la productivité des Invertébrés dans les écosystèmes terrestres. *La terre et la vie*, 4 : 361-392

MAKSIMOVICH, N.V., 1978 - Ecological peculiarities and bioenergy of the populations of *M. arenaria* L. (Bivalvia) in the Chupa Bay. *Vestn. Leningr. Univ.*, (Biol.), 4 : 28-36 (en Russe, résumé anglais).

MARTOJA, R., 1981 - Organes excréteurs et excrétion : introduction. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 106 (1) : 11-13

NEWELL, R.I., et BAYNE, B.L., 1980 - Seasonal changes in the physiology, reproductive condition and carbohydrate content of the cockle *Cardium* (= *Cerastoderma*) *edule* (Bivalvia ; Cardiidae). *Mar. Biol.*, 56 : 11-19

PHILLIPSON, J., 1981 - Bioenergetics options and phylogeny. In "Physiological ecology. An evolutionary approach to resource use". Townsend C. & Calow P. Ed., Blackwell Scientific Publ. Oxford-London : 20-45

RODHOUSE, P.G., 1979 - A note on the energy budget for an oyster population in a temperate estuary. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, 37 : 205-212

RYBAK, B., 1962 - Cours de Zoophysiologie. Gauthier Vilard Ed. Paris, vol. I : 494 p.

SHAFEE, M.S., 1979 - Ecological energy requirements of the green mussel, *Perna viridis* Linnaeus from Ennore estuary, Madras. *Oceanologica acta*, 2 (1) : 69-74

SHAFEE, M.S., et LUCAS, A., 1982 - Variations saisonnières du bilan énergétique chez les individus d'une population de *Chlamys varia* (L.) (Bivalvia, Pectinidae). *Oceanologica acta* (sous presse).

THOMPSON, R.J., et BAYNE, B.L., 1972 - Active metabolism associated with feeding in the mussel *Mytilus edulis* L. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, 9 : 111-124

TRAVALLION, A., 1971 - Studies on *Tellina tenuis* da Costa. III.- Aspects of general biology and energy flow. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, 7 : 95-122

TSIKHON-LUKANINA, E.A., 1976 - Nutrition of Black sea bivalve mollusks. *Sov. J. Mar. Biol.*, 2 (3) : 168-174

VAHL, O., 1981 - Energy transformations by the Iceland scallop, *Chlamys islandica* (O.F. Müller) from 70°N. I.- The age-specific energy budget and net growth efficiency. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, 53 : 282-296

WIDDOWS, J., et BAYNE, B.L., 1971 - Temperature acclimation of *Mytilus edulis* with reference to its energy budget. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 51 : 827-843

WINBERG, G.C., 1971 - Methods for the estimation of production of aquatic animals. Academic Press, London and New-York : 175 p.

WINTER, J.E., 1978 - A review on the knowledge of suspension-feeding in Lamellibranchiata Bivalves, with special reference to artificial aquaculture systems. *Aquaculture*, 13 : 1-33

Haliotis, 12, 1982
p.61 à 69.

# LA CROISSANCE DE L'ORMEAU *HALIOTIS TUBERCULATA* L. EN RADE DE BREST

par
Jean-Claude COCHARD
*Centre Océanologique de Bretagne - BP 337 - 29273 BREST cedex*

ABSTRACT : THE GROWTH OF THE ABALONE *HALIOTIS TUBERCULATA* L. IN BAY OF BREST

The growth of *H. tuberculata* L. was studied by analysing the distribution of the growth checks on the shell of 640 individuals. The average lengths of the seven first rings including the first one appear to fit well to the Von Bertalanffy model. The value of the growth parameter K = 0,33 is rather similar to those cited in litterature for the same species but the average attainable size L∞ = 97,5 seems to be low in this area.

Key words : Haliotis tuberculata, ormer, abalone, growth, growth rings.

RESUME :

La croissance de *H; tuberculata* L. a été évaluée par l'analyse de la distribution des anneaux d'arrêt de croissance sur la coquille de 640 individus. Les dimensions moyennes des sept premiers anneaux incluant le premier s'ajustent bien au modèle de Von Bertalanffy. La valeur du paramètre K = 0,33 de l'équation est assez proche de ceux cités dans la littérature pour la même espèce, mais la longueur maximale L∞ = 97,5 semble être faible dans cette zone.

## INTRODUCTION

La croissance des différentes espèces d'ormeaux dans le milieu naturel a donné lieu à de nombreux travaux utilisant différentes techniques (MOTTET, 1978).

La détermination des classes d'âge par l'analyse de la distribution des tailles n'est utilisable que pour les espèces à croissance rapide et courte saison de ponte (NEWMAN, 1968 ; POORE, 1972 ; SHEPHERD, comm. pers.).

Pour quelques espèces il est possible de déterminer l'âge par la mesure des anneaux d'arrêt de croissance pendant l'hiver ou la saison de reproduction (SAKAI, 1960, 1962 a, b ; KOJIMA et al., 1977). Il est cependant fréquemment difficile de distinguer ces anneaux de ceux relevant des perturbations subies par l'animal (BOLOGNARI, 1953) ; de plus, FORSTER (1967) remarque leur absence occasionnelle chez quelques individus.

Pour la plupart des espèces, les données sur la croissance sont obtenues par marquage (CROFTS, 1929 ; COX, 1962 ; LEIGHTON et BOOLOOTIAN, 1963 ; LEIGHTON, 1968 ; TUTSCHULTE, 1976 ; WRIGHT, 1975). Les résultats sont parfois confortés par l'une des techniques précédemment citées (FORSTER, 1967 ; HAYASHI, 1977 ; SHEPHERD, comm. pers.).

Cette étude a été menée dans le cadre de travaux sur la sexualité de *H. tuberculata* en Rade de Brest pour lesquels il est apparu nécessaire de déterminer l'âge de l'animal à sa première reproduction. Il n'était pas possible d'entreprendre dans ce but une opération de marquage nécessairement vaste et longue ou l'analyse de l'évolution des structures de taille de la population qui suppose le prélèvement répété de grands nombres d'individus. La croissance a donc été évaluée par l'étude des anneaux d'arrêt de croissance de 640 ormeaux préle-

vés en 1978 et 1979 en vue de l'étude du cycle sexuel sur le banc du Corbeau en Rade de Brest (COCHARD, 1980).

MATERIEL ET METHODE

1. Le site de prélèvement (figure 1)

Le fond, à environ 3 mètres au-dessous du zéro des cartes, est constitué de rochers de quelques kilogrammes dont l'entassement forme les nombreuses cavernes et fissures indispensables à l'installation d'une forte population d'ormeaux.

Actuellement, les conditions écologiques sur la zone apparaissent extrêmes pour la survie de l'espèce en ce lieu. En effet, les activités d'un chantier portuaire et la proximité de l'embouchure de l'Elorn sont les causes d'une turbidité considérable de l'eau (toujours moins d'un mètre de visibilité au fond) et de l'envasement progressif du site.

Malgré la faible profondeur, la flore n'est constituée que d'algues de petites dimensions.

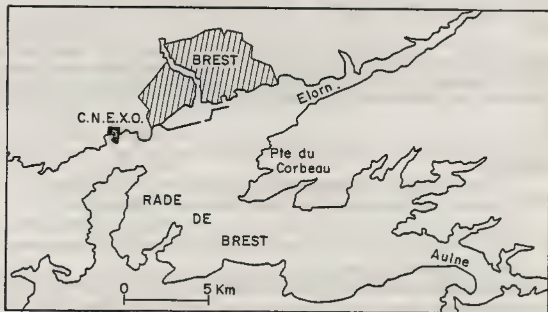



Fig. 1 - Le site de prélèvements en rade de Brest (étoile)

2. La lecture des anneaux

La face externe de la coquille de l'ormeau présente deux séries de côtes à peu près perpendiculaires les unes aux autres. Les premières suivent la spirale des pores respiratoires, les secondes reproduisent les contours de la coquille aux divers moments de sa croissance. Lorsque celle-ci est ralentie, les côtes sont très resserrées et une dépression se forme sur la coquille. L'identification de ces anneaux marqués en hiver apparaît cependant délicate à l'échelon individuel. Ils peuvent être confondus avec des anneaux marqués à la suite d'une perturbation subie par l'animal (agression par un prédateur, déficit alimentaire, ...) ou bien peuvent manquer chez certains individus (FORSTER, 1967). Chez les sujets âgés, les anneaux hivernaux deviennent très accusés et sont très resserrés mais ne peuvent plus être

distingués des anneaux de perturbation. D'autre part, en cas d'infestation par l'éponge perforante *Cliona sp.*, l'apex de la coquille est souvent fortement érodé : les marques de croissance ne sont plus visibles.

En raison de ces difficultés, les dimensions de la coquille au moment de la formation de chacun des sept premiers anneaux les mieux marqués ont été mesurées à l'aide d'un pied à coulisse de la manière indiquée sur la figure 2. Les données ont été classées en fonction du rang de l'anneau par rapport à l'apex de la coquille. Lorsque ce dernier était érodé, le premier anneau mesurable a été, selon sa position, classé comme second ou troisième anneau.

Les moyennes arithmétiques des anneaux de chaque groupe ont servi de base à la détermination des paramètres K et $L\infty$ de l'équation de Von Bertalanffy par la méthode de Ford-Walford.

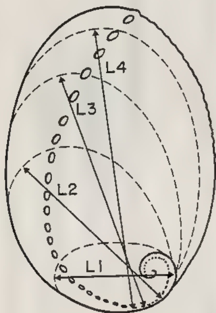



Fig. 2 - Schéma montrant la méthode utilisée pour mesurer les dimensions des anneaux

RESULTATS

Les résultats des mensurations des anneaux d'arrêt de croissance sont consignés dans le tableau 1 et présentés dans la figure 3.

Le tableau 2 indique la longueur correspondant au mode de distribution de chaque anneau et les dimensions moyennes mesurées pour chaque groupe.

| POSITION mm | ANNEAU N° 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 8 | 3 | | | | | | |
| 10 | 14 | | | | | | |
| 12 | 35 | | | | | | |
| 14 | 81 | | | | | | |
| 16 | 117 | | | | | | |
| 18 | 82 | | | | | | |
| 20 | 62 | | | | | | |
| 22 | 28 | | | | | | |
| 24 | 21 | | | | | | |
| 26 | 10 | 2 | | | | | |
| 28 | 6 | 8 | | | | | |
| 30 | | 18 | | | | | |
| 32 | 2 | 24 | | | | | |
| 34 | | 42 | | | | | |
| 36 | 1 | 53 | 1 | | | | |
| 38 | 1 | 66 | | | | | |
| 40 | | 81 | 2 | | | | |
| 42 | | 62 | 4 | | | | |
| 44 | | 50 | 8 | | | | |
| 46 | | 25 | 15 | | | | |
| 48 | | 37 | 28 | 1 | | | |
| 50 | | 14 | 50 | 3 | | | |
| 52 | | 8 | 57 | 4 | | | |
| 54 | | 5 | 75 | 5 | | | |
| 56 | | 2 | 55 | 16 | | | |
| 58 | | | 52 | 13 | 2 | | |
| 60 | | 1 | 39 | 35 | 4 | | |
| 62 | | 3 | 25 | 47 | 3 | | |
| 64 | | | 16 | 46 | 7 | | |
| 66 | | | 15 | 52 | 12 | 2 | |
| 68 | | | 4 | 39 | 20 | 2 | |
| 70 | | | 4 | 27 | 24 | 6 | 1 |
| 72 | | | | 29 | 31 | 10 | |
| 74 | | | | 18 | 38 | 8 | 1 |
| 76 | | | | 8 | 27 | 13 | 1 |
| 78 | | | | 9 | 26 | 16 | 5 |
| 80 | | | | 3 | 15 | 25 | 6 |
| 82 | | | | 4 | 8 | 12 | 7 |
| 84 | | | | 1 | 12 | 10 | 10 |
| 86 | | | | 1 | 2 | 6 | 14 |
| 88 | | | | | 4 | 15 | 9 |
| 90 | | | | | 2 | 4 | 4 |
| 92 | | | | | 1 | 2 | 2 |
| 94 | | | | | 1 | 1 | 4 |
| 96 | | | | | | 1 | 2 |
| 98 | | | | | | 1 | 2 |

Tableau 1 - Anneaux d'arrêt de croissance mesurés et répartis suivant leur rang sur la coquille.

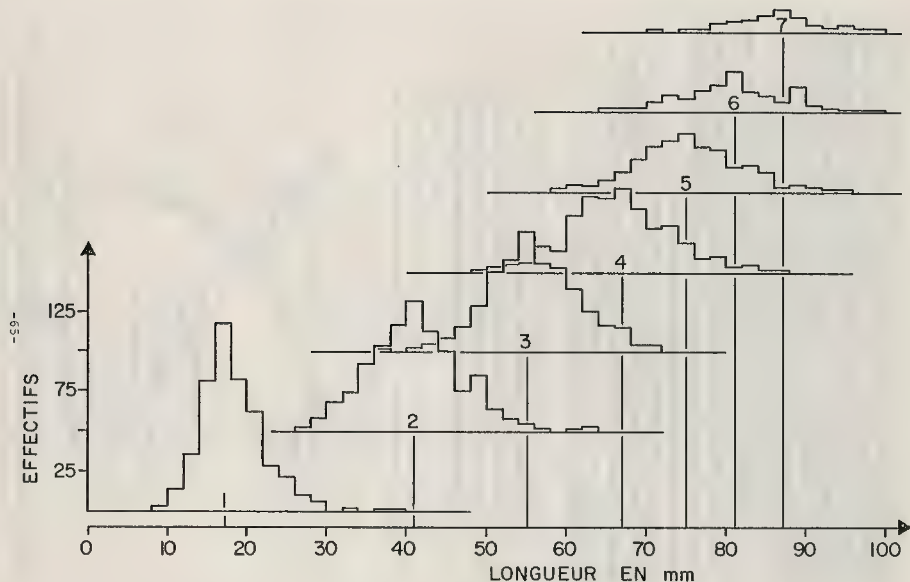



Fig. 3 - Histogramme de taille des anneaux mesurés, répartis d'après leur rang par rapport à l'apex de la coquille.

| Rang de l'anneau | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Position du mode (mm) | 17 | 41 | 55 | 67 | 75 | 81 | 87 |
| Dimensions moyennes | 18,3 | 41,2 | 55,0 | 66,5 | 75,1 | 81,0 | 86,4 |

Tableau 2 - Modes des distributions et dimensions moyennes des anneaux

Les valeurs relevées pour chaque groupe d'anneaux apparaissent très semblables. Il semble que les erreurs dues à l'absence d'anneaux hivernaux et à la présence d'anneaux de perturbation sont peu nombreuses ou se compensent mutuellement.

Les moyennes sont analysées par diagramme de Ford-Walford (figure 4) soit en tenant compte du premier groupe d'anneau (solution 1), soit en le rejetant (solution 2) pour tenir compte des observations de FORSTER (1967) qui note que le modèle de Von Bertalanffy ne s'applique pas à l'ormeau pour les tailles inférieures à 40 mm.

Les résultats sont consignés dans le tableau 3.

| Solution | Coefficient de corrélation | K | $L\infty$ |
|---|---|---|---|
| 1 | 0,9983 | 0,326 | 97,5 |
| 2 | 0,9993 | 0,252 | 104,5 |

Tableau 3 - Paramètres de l'équation de Von Bertalanffy obtenus par la méthode de Ford-Walford

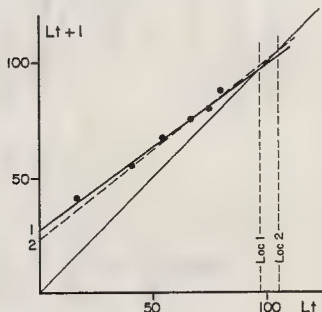



Fig. 4 - Diagramme de Ford-Walford appliqué aux modes des distributions des anneaux. La solution 2 ne prend pas en compte le premier point.

DISCUSSION

Les coefficients de corrélation, très proches de 1, permettent de conclure que les principaux anneaux marqués sur la coquille de l'ormeau apparaissent à des intervalles de temps réguliers au cours de la croissance et que celle-ci s'ajuste bien au modèle de Von Bertalanffy. Il apparaît, de plus, que la prise en compte du premier anneau de croissance modifie très peu l'ajustement au modèle, il n'y a pas lieu de considérer qu'en Rade de Brest la croissance de l'ormeau ne suit pas la courbe de Von Bertalanffy pendant la première année.

L'homogénéité de ces résultats qui concernent une population sublittorale avec les données de la littérature (tableau 4, figure 5) confirme que les anneaux d'arrêt de croissance permettent à eux seuls d'évaluer les paramètres de croissance bien que la méthode ne soit pas fiable au niveau individuel.

| Type de population | Présente étude | | FORSTER, 1967 | | HAYASHI, 1977 |
|---|---|---|---|---|---|
| | SUBLITTORALE (solution 1) | SUBLITTORALE (solution 2) | LITTORALE | SUBLITTORALE | LITTORALE |
| K | 0,33 | 0,25 | 0,29 | 0,27 | 0,36 |
| L∞ | 97,5 | 104,5 | 119,2 | 108,4 | 115,0 |

Tableau 4 - Comparaison des paramètres de croissance obtenus sur le banc du Corbeau avec les données de la littérature.

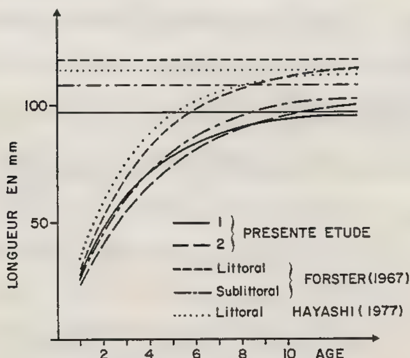



Fig. 5 - Comparaison des différents paramètres disponibles sur la croissance de l'ormeau.

La population du banc du Corbeau apparaît constituée d'ormeaux de petite taille, ce qui est confirmé par le fait que sur 418 individus prélevés sur la zone et malgré l'absence de pêche seuls 13 individus mesuraient plus de 10 cm et aucun n'atteignait 11 cm.

Les résultats tendent à confirmer les conclusions de FORSTER (1967) sur la variabilité spatiale de la croissance. La zone intertidale apparaît mieux adaptée à la croissance des ormeaux. Ce dernier auteur invoque une plus faible infestation par *Cliona*. HAYASHI (1977) considère cependant que ces différences proviennent de la plus grande quantité de nourriture disponible en zone intertidale, plus agitée et plus riche en algues épaves. L'exemple du banc du Corbeau relativement calme et pauvre en végétation tend à confirmer cette hypothèse.

En conclusion, ce travail montre que la croissance de *H. tuberculata* peut être décrite avec précision par la seule lecture des anneaux de croissance. Cette technique a également montré que la population étudiée avait une croissance relativement faible comparée à celles étudiées à Guernesey par FORSTER (1967) et HAYASHI (1977).

<u>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES</u>


BOLOGNARI, A., 1953 - Ricerche sulla sessualità di *Haliotis lamellosa* Lam. (Moll. Gast. Pros.). *Arch. Zool. Ital.*, 38 : 361-402.

COCHARD, J.C., 1980 - Recherches sur les facteurs déterminant la sexualité et la reproduction chez *Haliotis tuberculata* L. Thèse 3è cycle. Université de Bretagne Occidentale n° 116 : 167 p.

COX, K.W., 1962 - California abalone, family Haliotidae. *Fish. Bull.*, 118 : 1-113.

CROFTS, D., 1929 - *Haliotis. L.M.B.C. Memoirs n° 29, Proc. and Trans. Liverp. Biol. Soc.*, : 174 p.

FORSTER, G.R., 1967 - The growth of *Haliotis tuberculata* : results of tagging experiments in Guernsey. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 47 : 287-300.

HAYASHI, I., 1977 - Investigations into the biology and ecology of the ormer, *Haliotis tuberculata* L. *Guernsey ormer Fellowship Report* : 85 p.

KOJIMA, H., Y. NAKAHISA, H. TANIMOTO, & K. ISIBASI, 1977 - A study in the stock of Japanese Black abalone *Haliotis discus discus* in Tokushima prefecture. I. - Growth of shells. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.*, 90 : 25-37.

LEIGHTON, D.L., 1968 - A comparative study of food selection and nutrition in the abalone, *Haliotis rufescens* Swainson, and the sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson). Ph. D. Dissertation, Univ. of California, San Diego : 197 p.

LEIGHTON, D.L., & R.A. BOOLOOTIAN, 1963 - Diet and growth in the black abalone *Haliotis cracherodii*. *Ecology*, *44* (2) : 227-238.

MOTTET, M.D., 1978 - A review of the fishery biology of abalones. State of Washington, Department of Fisheries, Technical report n° 37 : 81 p.

NEWMAN, G.G., 1968 - Growth of the South African abalone *H. midae*. Div. Sea. Fish. Union South Africa Invest. Report 67 : 1-24.

POORE, G.C.B., 1972 - Ecology of New Zealand abalones *Haliotis* species (Mollusca : Gastropoda). III. - Growth. *N.Z. J. mar. Freshwat. Res.*, 6 (4) : 534-559.

SAKAI, S., 1960 - On the formation of the annual ring on the shell of the abalone *Haliotis discus* var. *hannai* Ino. *Tohoku J. Agric. Res.*, 11 : 239-244.

SAKAI, S., 1962a - Ecological studies on the abalone, *Haliotis discus hannai* Ino. II. - Mutuality among the coloured shell areas, growth of the abalone and algal vegetation. *Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.*, 28 : 780-783.

SAKAI, S., 1962b - Ecological studies on the abalone, *Haliotis discus hannai* Ino. IV. - Study on the growth. *Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.*, 28 : 899-904.

TUTSCHULTE, T., 1976 - The comparative ecology of three sympatric abalones. Ph. D. dissertation, Univ. of California, San Diego : 335 p.

WRIGHT, M.B., 1975 - Growth in the black abalone, *Haliotis cracherodii*. *The Veliger*, 18 (2) : 194-199.

Haliotis, 12, 1982
p.71 à 90

# CROISSANCE ET MORTALITE NATURELLE DES TROCAS (*Trochus niloticus L.*) DE NOUVELLE CALEDONIE (Mollusca, Gastropoda)

par

William BOUR *, Francis GOHIN *, et Philippe BOUCHET **

* Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer
B.P.A5, Nouméa (Nouvelle Calédonie)
** Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris
Laboratoire de Malacologie, 55 rue Buffon 75005-Paris

ABSTRACT: GROWTH AND NATURAL MORTALITY OF THE NEW CALEDONIAN *Trochus niloticus*

Trochus from New Caledonia are fished and exported for the mother of pearl market. These gastropods live in shallow water, on coral reefs. Growth rate was estimated using tagging and recapture method in six different locations. Von Bertalanffy growth curve's parameters K and $L_\infty$ were estimated for each station. In order to compare their growth rates, it was found that a common $L_\infty$ value can be selected. Therefore, only K values can be used to compare the growth rates between stations.

The mean growth curve, calculated for New Caledonia, is described by the following values : K = .19 and $L_\infty$ = 13.3 cm. The resulting size/age relation is in accordance with those described by different authors, despite the variability underlined above and the geographical distribution of the different experiments.

Dead tagged trochus shells found during the experiment, allowed to calculate a rough estimation of trochus natural mortality. Mathematical model used gave a mean value of m equal to 0.078.

The estimation of the former parameters and the use of different possible fishing mortalities allowed to develop a yield per recruit model which takes into account the relationship between size and price. According to this model, optimal economic yield per recruit level would be reached for a 9 cm diameter shell at first catch. Any fishing rules should consider this result among others for an optimal management of New Caledonia trochus stock.

RESUME :

La croissance des trocas est étudiée par marquage et recaptures successives, en six stations différentes. Les paramètres K et $L_\infty$ de la courbe de croissance de Von Bertalanffy sont estimés pour chaque station. La courbe de croissance moyenne, établie pour la Nouvelle-Calédonie, est définie par les valeurs : K = 0,19 et $L_\infty$ = 13,3 cm.

La recapture des trocas marqués, trouvés morts au cours de l'expérience, a permis d'établir une première estimation de la mortalité naturelle des trocas ; le modèle mathématique utilisé aboutit à une valeur moyenne de m égale à 0,078.

L'estimation des paramètres de croissance et de mortalité naturelle, ainsi que l'utilisation de plusieurs valeurs de la mortalité par pêche plausibles, ont permis d'ébaucher un modèle d'évaluation du rendement par recrue, tenant compte également de la relation taille/prix des coquilles de trocas. Le modèle montre que le rendement en valeur par recrue optimum serait atteint pour une taille à la première capture de l'ordre de 9 cm.

## INTRODUCTION :

La Nouvelle-Calédonie, entourée par un vaste lagon, constitue un important réservoir de trocas du Pacifique. Les coquilles sont exploitées dans toutes les productions artisanales ou industrielles faisant appel à la nacre naturelle. Ce gros coquillage se récolte très facilement, parfois dans quelques centimètres d'eau, ce qui rend le stock exploitable très vulnérable. La pêche est parfois intensive en Nouvelle-Calédonie car la demande de

coquilles de trocas reste soutenue et cette activité se présente comme une possibilité de revenu supplémentaire appréciable pour beaucoup d'habitants du littoral. Dans la perspective de mesures de protection à prendre dans le futur, c'est en premier lieu sur la croissance qu'ont porté les efforts de recherche.

## 1. LA PECHE DES TROCAS EN NOUVELLE-CALEDONIE

La récolte des trocas pour l'exportation de coquilles remonte à 1907. La figure 1 montre l'aspect irrégulier de cette activité car elle apparaît comme un recours en cas de crise dans l'industrie du nickel. La dernière crise des années 70 a entraîné un niveau record des captures ; près de 2 000 tonnes de coquilles en 1978.

## 2. ESSAIS DE PROTECTION DU STOCK CALEDONIEN

GAIL soulignait déjà en 1958 que la Nouvelle-Calédonie était l'un des plus gros producteurs de trocas du Pacifique. Après l'éclipse dû au "boum minier", elle tend à dominer le marché, ainsi qu'en témoignent les chiffres du tableau 1.

Tableau 1 - Quantité de coquilles de trocas (en tonnes) exportées par différents pays du Pacifique Sud.

| | Nouvelle Calédonie | Vanuatu * | Fidji | Iles Salomons | Polynésie Française | Papouasie Nouvelle-Guinée | Ponape Micronésie |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1972 | 0 | ? | ? | 562 | 126 | 496 | 112 |
| 1973 | 85 | ? | 556 | 461 | 261 | 512 | 93 |
| 1974 | 317 | 88 | 256 | 245 | 72 | 335 | 0 |
| 1975 | 112 | 170 | 168 | 514 | 0 | 228 | 237 |
| 1976 | 473 | 213 | 254 | 566 | 13 | ? | 27 |
| 1977 | 1052 | 98 | 278 | 401 | 107 | ? | 92 |
| 1978 | 1992 | ? | 180 | 266 | ? | ? | 79 |

* Ex - Nouvelles-Hébrides.

Le niveau élevé des captures, le nombre de pêcheurs (plus de 2000 en 1955) ont conduit les autorités à réglementer cette exploitation. Depuis 1911, différentes mesures ont été essayées (RISBEC 1930) : la taille minimale a varié entre 8 et 10 cm de diamètre et la pêche a été fermée pendant l'été austral de manière épisodique. La remise en question fréquente de la réglementation dénote une certaine inadéquation à protéger durablement le stock. Seule une connaissance approfondie de la biologie des trocas permettra d'atteindre cet objectif.

## 3. ETUDE DE LA CROISSANCE PAR MARQUAGE

La méthode du marquage, avec remise en liberté dans le milieu naturel et recaptu-

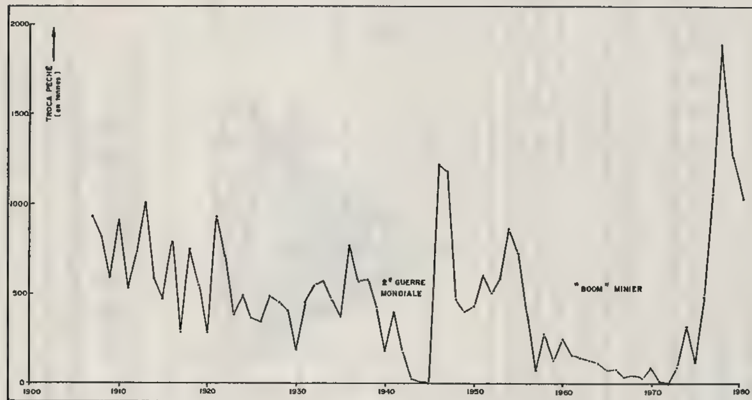



FIGURE 1 ÉVOLUTION DES QUANTITÉS ANNUELLES DE TROCAS EXPORTÉS PAR LA NOUVELLE CALÉDONIE DEPUIS 1907

res périodiques, est une méthode de choix pour des animaux faciles à recapturer et relativement sédentaires. Cette technique donne de bonnes informations sur la croissance, lorsque les taux de recaptures ne sont pas négligeables, et peut fournir, par ailleurs, quelques indications sur les déplacements des animaux.

3.1. Opérations de marquage

La technique utilisée est voisine de celle décrite par GAIL (1958) qui, après divers essais, a retenu le marquage des coquilles avec des rondelles colorées, fixées par un rivet sur la dernière spire.

Nous avons préféré individualiser chaque coquille par une étiquette plastique portant un numéro. La fixation est réalisée par une vis après perforation de la coquille à l'aide d'une perceuse électrique (fig.2).

Les trocas supportent très bien l'exondation pendant quelques heures ce qui permet d'effectuer les opérations de marquage à terre ou sur le pont d'un bateau. Le diamètre maximum à la base de la coquille est noté pour chaque troca, avant sa remise en liberté.

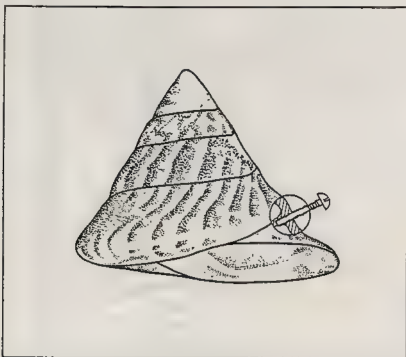


FIGURE 2 POSITION DE LA VIS EN TEFLON, ADOPTÉE POUR LIMITER LA PERTURBATION DE LA CROISSANCE, DUE AU MARQUAGE

3.2. Stations de marquage et données statistiques des recaptures

Les marquages ont pu être réalisés en six stations du Territoire (fig.3). Le choix géographique a été commandé par les possibilités de visites périodiques et par l'absence théorique de pêche, comme au Phare Amédée ou à la Réserve biologique MERLET.

Le tableau 2 résume les opérations de marquage et de recaptures pour ces six stations.

Tableau 2 - Résumé des opérations de marquage et recaptures de trocas entre juin 1978 et octobre 1981.

* Les trocas recapturés vivants sont remis en liberté après mensuration.

| Stations | N° marquage | Nombre trocas marqués TM | N° recapture | Temps liberté depuis marquage (mois) | Nombre de Trocas recapturés * | | Total trocas recapturés T R | Taux de recapture TR / TM % |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | Vivant V | Mort M | | |
| PHARE AMEDEE | 1 | 107 | 1 | 5 | 39 | 11 | 50 | 47 |
| | | | 2 | 8 | 23 | 2 | 25 | 23 |
| | | | 3 | 15 | 6 | 0 | 6 | 6 |
| | 2 | 96 | 1 | 6 | 42 | 3 | 45 | 47 |
| | | | 2 | 9 | 40 | 2 | 42 | 44 |
| | | | 3 | 13 | 21 | 0 | 21 | 22 |
| RESERVE MERLET | 1 | 122 | 1 | 10 | 44 | 9 | 53 | 43 |
| | | | 2 | 18 | 17 | 3 | 20 | 16 |
| | | | 3 | 38 | 3 | 1 | 4 | 3 |
| | 2 | 35 | 1 | 8 | 16 | 2 | 18 | 51 |
| | | | 2 | 28 | 11 | 1 | 12 | 34 |
| KOUARE | 1 | 133 | 1 | 11 | 27 | 3 | 30 | 23 |
| | | | 2 | 21 | 2 | 0 | 2 | 2 |
| TOUAOUROU | 1 | 90 | 1 | 2 | 11 | 0 | 11 | 12 |
| | | | 2 | 4 | 11 | 1 | 12 | 13 |
| NIENANE | 1 | 180 | 1 | 10 | 35 | 1 | 36 | 20 |
| POTT | 1 | 162 | 1 | 10 | 13 | 8 | 21 | 13 |
| TOTAL | | 931 | | | | | | |




FIGURE 3 STATIONS DE MARQUARGE DES TROCAS

### 3.3. Etablissement d'une courbe de croissance

Le modèle de Von Bertalanffy a été utilisé car il s'adapte généralement bien, en prenant quelques précautions, aux données de croissance observées et peut être facilement utilisé ensuite dans les modèles d'évaluation des stocks. Sans reprendre dans le détail la théorie, bien décrite dans GULLAND (1969), nous pouvons dire que l'équation de Von Bertalanffy permet d'évaluer des taux de croissance pour une tranche de vie de l'animal étudié qui nous intéresse et d'établir une relation moyenne taille/âge utile à la législation de la pêche.

L'équation générale pour une dimension linéaire L de l'animal est :

$$L = L_{\infty} (1 - e^{-K (t - to)})$$

Les trois paramètres à définir sont :

a) $L_{\infty}$ : valeur de L pour un taux de croissance nul ; en effet, $\frac{dL}{dt} = K (L_{\infty} - L)$ est nul pour $L = L_{\infty}$

b) K : constante proportionnelle à la vitesse de croissance. Elle caractérise la rapidité avec laquelle l'espèce étudiée croît en taille vers sa valeur maximale.

c) to : âge théorique pour lequel L = o.

to ne peut être évalué qu'en connaissant une date approximative de la naissance, donc en ayant une idée sur la période de ponte. Ce n'est pas notre cas, nous aurons donc pour la courbe de croissance une échelle d'âges relatifs dont l'origine est inconnue. Néanmoins, les pontes obtenues par HESLINGA (1979) dans des conditions artificielles, et suivies jusqu'à l'âge de 4 mois, donnent une relation taille/âge absolue permettant de calculer to : les trocas âgés de 4 mois mesuraient en moyenne 7,8 mm de diamètre ; en admettant que le modèle de Von Bertalanffy s'applique aux jeunes âges, nous obtenons to = 0,05 an, environ 18 jours. L'erreur sur l'âge ne doit donc pas dépasser quelques semaines en fixant arbitrairement to = 0.

#### 3.3.1. Estimation de $L_{\infty}$ et K

Chaque opération de marquage a fourni un fichier rendant compte de la croissance observée du diamètre maximum des coquilles, pour la ou les recaptures effectuées à chaque station.

En cas de recaptures successives, les trocas marqués ont pu être mesurés plusieurs fois car ils étaient remis en liberté après mensuration. Afin d'éliminer au maximum l'effet du traumatisme du marquage, les calculs ont pris en compte, au-delà de la première recapture, la taille mesurée lors de la recapture précédente et la durée de liberté correspondante plutôt que la croissance cumulée depuis le marquage.

Pour les coquilles âgées, nous avons parfois enregistré des croissances négatives; la tentation est forte d'éliminer de telles données mais ce serait alors prévilégier les erreurs de lecture par excés, donc d'augmenter artificiellement le rythme de croissance.

### 3.3.2. Résultats obtenus

La méthode de TOMLINSON a été appliquée aux données de chaque station de marquage, puis aux données regroupées. Le tableau 3 présente les couples ($L_\infty$ , K) obtenus dans chaque cas :

Tableau 3 - Couples de valeurs ($L_\infty$ , K) pour les différents lieux de marquage et tous lieux confondus.

| Stations | $L_\infty$ | K |
|---|---|---|
| Phare Amédée 1 | 12,97 | 0,15 |
| Phare Amédée 2 | 12,41 | 0,22 |
| Merlet 1 | 12,60 | 0,28 |
| Merlet 2 | 13,13 | 0,30 |
| Kouaré | 11,09 | 0,54 |
| Touaourou | 8,49 | 0,62 |
| Niénane | 12,69 | 0,11 |
| Pott | 8,68 | 0,48 |
| Toutes stations confondues | 13,30 | 0,16 |

Les paramètres K et $L_\infty$ sont très variables d'une station à l'autre. C'est une situation normale puisqu'ils permettent d'ajuster au mieux le modèle de Von Bertalanffy aux données observées pour des échantillonnages de trocas fort différents. En effet, les classes de tailles échantillonnées varient d'une station à l'autre et les sites choisis pour les marquages présentent des différences.

Phare Amédée : cuvettes récifales près du tombant d'un récif frangeant. Zone calme.

Merlet : cuvettes récifales d'un récif du large, environnées de corail vivant. La zone est soumise à l'agitation du ressac.

Kouaré et Pott : dalles récifales de récifs frangeants. Zone assez battue.

Niénane : éperon d'éboulis rocheux non coralliens. Zone abritée.

Touaourou : platier de récif frangeant. Zone calme.

### 3.3.3. Comparaison des croissances obtenues dans différents sites

Afin de comparer les croissances entre les différentes stations, il a paru intéressant de fixer $L_\infty$ à la valeur 13,3 cm calculée pour l'ensemble des données.

Deux raisons essentielles autorisent cette généralisation :

1°/ Le modèle $L = 13{,}3\ (1 - \exp(-Kt))$ n'a plus qu'un paramètre (K) inconnu ; il continue néanmoins à décrire de façon satisfaisante la croissance des animaux quel que soit leur classe de taille.

La figure 4 permet de voir comment se répartissent les croissances observées et la courbe moyenne calculée avec $L_\infty = 13{,}3$ et le $K = 0{,}24$, obtenue pour la station Merlet. Les taux de croissance observés pour chaque trocas marqué se répartissent fort bien autour du modèle, quelques soient les classes de tailles.

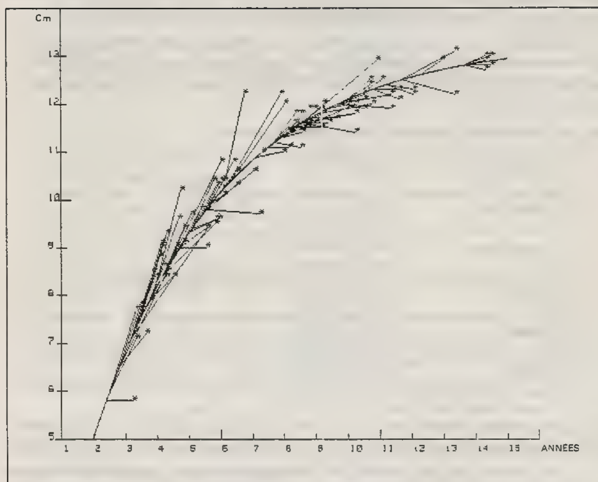



Figure 4 - Taux de croissance observés et courbe de croissance calculée pour la Station MERLET.

2°/ Les comparaisons entre stations devraient se faire en comparant les croissances dans des intervalles identiques de tailles observées et sans hypothèse sur les paramètres. Hélas ! en raison du nombre réduit des marquages à chaque station, les classes de tailles observées se recouvrent peu ; il est donc nécessaire de créer un modèle qui permette d'extrapoler en dehors de l'intervalle d'observation, pour comparer les stations entre elles.

$L_\infty$ étant fixé à 13,30, le paramètre K a été calculé pour les stations typiques d'un site déterminé. La méthode "Jacknife" (MILLER, 1974) permet de donner à K un intervalle de confiance qui, bien qu'approximatif, donne un ordre de grandeur du véritable intervalle de confiance (tableau 4).

Tableau 4 - Comparaison du paramètre K pour différents sites

| Stations | Nature du site | K (int.conf. à 95 %) |
|---|---|---|
| Touaourou | Platier<br>Récif frangeant | $0,28 \pm 0,04$ |
| Phare Amédée | Cuvettes récifales<br>Récif frangeant | $0,15 \pm 0,03$ |
| Merlet | Cuvettes récifales<br>Récif du large | $0,24 \pm 0,04$ |
| Kouaré | Dalles récifales<br>Récif frangeant | $0,15 \pm 0,03$ |
| Niénane | Rochers non coralliens | $0,10 \pm 0,02$ |

En première approximation, la croissance des trocas a été plus rapide à Touaourou et Merlet qu'au Phare Amédée, à Kouaré et Pott. Elle semble particulièrement lente à Niénane.

Les sites où ont été effectués les marquages ne sont pas caractéristiques de faciès récifaux bien précis : il serait hasardeux de généraliser mais nous pouvons dire qu'il n'est pas étonnant d'observer une croissance plus rapide sur platier et cuvettes récifales, zones généralement fréquentées par les trocas. Les rochers non coralliens ne semblent pas très favorables mais c'est un site rarement rencontré envahi par les trocas.

### 3.3.4. Choix d'une courbe de croissance moyenne pour les trocas de Nouvelle-Calédonie et comparaison avec les croissances obtenues par d'autres auteurs.

Nous avons vu précédemment qu'un paramètre $L_\infty$ commun à toutes les stations ne modifiait que dans une très faible mesure la concordance croissance théorique-données observées, pour toutes les classes de tailles ; le choix d'une courbe de croissance moyenne conduit à sélectionner une valeur de K, également commune. Le traitement de l'ensemble des données, celles de Niénane exclues car le site composé de rochers est très particulier, a donné :

$K = 0,19$

Nous pouvons ainsi établir un tableau taille/âge et le comparer à ceux décrits par d'autres auteurs (Tableau 5).

Tableau 5 - Accroissements annuels du diamètre des coquilles de trocas obtenus par différents auteurs.

| | GRAND DIAMETRE (cm) | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| AGE Relatif (ans) | MOORHOUSE 1932 Gde. Barrière | RAO 1936 Iles Andaman | ASANO 1940 Ile Palau | GAIL 1958 Nlle. Calédonie | BOUR et al. 1982 Nlle. Calédonie |
| t | 2,5 à 3 | | | 3,5 | 3,5 |
| t + 1 | 5 à 6 | 5 | 5 | 6,5 | 5,4 |
| t + 2 | 7,8 | 5 à 8 | 7,6 | 8,0 | 7,0 |
| t + 3 | | 8 à 10 | 8,8 | 9,5 | 8,2 |
| t + 4 | | 10 à 11 | | 11,0 | 9,2 |
| t + 5 | | | | | 10,0 |
| t + 6 | | 11 à 12 | | | 10,6 |
| t + 7 | | | | | 11,2 |
| t + 8 | | | | | 11,6 |
| t + 9 | | 12 à 14 | | | 11,9 |
| t + 10 | | | | | 12,2 |
| t + 11 | | | | | 12,4 |

La comparaison est faite au niveau des accroissements annuels, à partir d'un temps t, car aucun des auteurs cités ne prétend connaître l'âge absolu des trocas.

La lecture du tableau 5 met en évidence une assez bonne concordance des croissances obtenues par différents auteurs. Tous ont utilisé la mesure périodique du grand diamètre des coquilles mais les techniques ont varié et, surtout, les localisations géographiques sont parfois fort éloignées les unes des autres.

Les accroissements publiés par GAIL (1958) pour des trocas néo-calédoniens sont plus élevés que ceux fournis par notre courbe moyenne mais ils sont très voisins des accroissements décrits par la courbe obtenue pour la station Touaourou seule (fig.5). Il est possible que les marquages effectués par GAIL aient eu lieu dans des sites aussi favorables que celui de Touaourou et représente ainsi un cas particulier ; la publication de GAIL ne fournit pas d'éléments permettant de trancher.

## 4. ETUDE DE LA MORTALITE NATURELLE

Dans chacun des secteurs où ont été effectuées les mesures de croissance par recapture, plusieurs trocas marqués ont été recapturés morts. On a élaboré un modèle tenant compte du fait que ces animaux laissent sur place, après leur mort, une coquille vide.

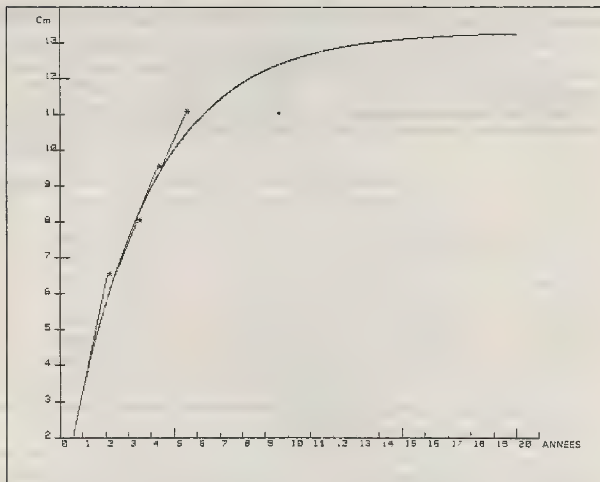



Figure 5 - Taux de croissance observés par GAIL (1958) comparés à la courbe de croissance calculées pour TOUAOUROU.

4.1. Présentation du modèle

On considérera dans la présentation du modèle trois pêches de recapture sur un échantillon de N trocas marqués.

a) Les paramètres de mortalités et de migration

- m : taux de mortalité naturelle, supposé indépendant de l'âge du troca.
- F : taux de "disparition" du secteur de marquage. Il comprend la mortalité par pêche, la migration hors de la zone prospectée, la dissimulation totale (c'est-à-dire le fait pour l'animal de se cacher de façon si efficace qu'il ne pourra plus jamais être vu), la perte de marque.

Ainsi sachant que le troca est vivant dans la station de marquage à l'instant $t_o$, 3 évènements sont possibles à l'instant t.

1) Le troca est vivant et sur le lieu de marquage

$X(t - t_o) = \exp(-(F + m)(t - t_o))$ est la probabilité de cet évènement.

2) Le troca est mort de mort naturelle (et par hypothèse resté sur les lieux de marquage)

$M(t - t_o) = \frac{m}{m + F} (1 - \exp(-(F + m)(t - t_o)))$

3) Le troca a disparu

$F(t - t_o) = \frac{F}{m + F} (1 - \exp(-(F + m)(t - t_o)))$

b) Les paramètres de recapture

Certains trocas ne sont pas vus lors de la première pêche de recapture mais lors de la seconde ou la troisième. On déduit de cela de précieux renseignements sur les taux de recapture p1, p2, p3.

c) Les différents cas possibles lors des pêches de recapture

Les 3 états suivants sont possibles

2 = le troca est vu vivant

1 = le trocas est vu mort

0 = le trocas n'est pas vu

On notera (I,J,K) les 3 états successifs d'un animal lorsqu'il y a eu 3 pêches de recapture.

$T_1$, $T_2$, $T_3$ sont les temps écoulés en mois entre le marquage et la première pêche, la première pêche et la seconde, la seconde et la troisième.

Les 12 cas suivants se sont présentés lors des pêches de recaptures ; leurs probabilités sont explicitées :

p (1) : $P(2,0,0) = X(T_1)\, p1 \{ F(T_2) + X(T_2) Q2 \{(F(T_3) + Q3 (1 - FtT_3))\} + M(T_2)\, Q2\, Q3 \}$

p (2) : $P(0,0,0) = F(T_1) + M(T_1)\, Q1\, Q2\, Q3 + Q1\, X(T_1) \{ F(T_2) + M(T_2)\, Q2\, Q3 + Q2\, X(T_2) (F(T_3) + (1 - F(T_3)\, Q3) \}$

p (3) : $P(2,2,0) = p1\, p2\, X(T_1 + T_2) \{ F(T_3) + (1 - F(T_3))\, Q3 \}$

p (4) : $P(1) = p1\, M(T_1)$

p (5) : $P(2,2,2) = p1\, p2\, p3\, X(T_1 + T_2 + T_3)$

p (6) : $P(0,2,0) = q1\, p2\, X(T_1 + T_2) \{ F(T_3) + (1 - F(T_3))\, Q3 \}$

p (7) : $P(2,1) = p1\, p2\, X(T_1)\, M(T_2)$

p (8) : $P(0,1) = q1\, p2\, M(T_1 + T_2)$

p (9) : $P(2,0,1) = X(T_1)\, M(T_2 + T_3)\, p1\, q2\, p3$

p (10) : $P(0,2,2) = X(T_1 + T_2 + T_3)\, q1\, p2\, p3$

p (11) : $P(0,0,2) = X(T_1 + T_2 + T_3)\, q1\, q2\, p3$

p (12) : $P(2,0,2) = X(T_1 + T_2 + T_3)\, p1\, q2\, p3$

3 autres cas sont possibles : (2,2,1), (0,2,1), (0,0,1).

4.2. Méthode d'estimation des paramètres

L'échantillon de N trocas suivra une loi multinomiale de probabilités p(1),..., p(12).
Si n (i) est le nombre de trocas dans le cas i, on a :

$$P\ (n(1),\ldots,\ n(12)\ /\ p1,p2,p3,m,f) = \frac{\pi_i\ p(i)^{n(i)} \times N\ !}{n(1)!\ldots n(12)!}$$

On cherchera les valeurs ($p_o1$, $p_o2$, $p_o3$, $m_o$, $f_o$) maximisant la valeur P (n(1),... n(12) / p1,p2,p3,m,f).

Ces valeurs seront celles de l'estimateur $\chi_o$ du maximum de vraisemblance. Cet estimateur a été obtenu en utilisant la méthode de Newton. La convergence vers l'extremum est effectuée par itération $\chi_{n+1} = \chi_n - (H(\chi_n))^{-1}\ G\ (\chi_n)$ où $\chi_n$ est l'estimateur au $n^{ième}$ pas de l'itération, G ($\chi_n$) le gradient en $\chi_n$ et H ($\chi_n$) la matrice des dérivées partielles du second ordre.

4.3. Résultats

Après avoir calculé $\chi_o$, on a comparé les résultats observés (c'est-à-dire le nombre de trocas observés correspondant à chaque cas possible) aux valeurs moyennes prédites à partir de l'estimateur $\chi_n$. En effet, N étant le nombre d'individus échantillonnées, le nombre de trocas observés dans le cas i de probabilité
P (i/$P_o1$, $P_o2$, $P_o3$, $m_o$, $f_o$) sera d'espérance N x P (I/$P_o1$, $P_o2$, $P_o3$, $m_o$, $f_o$).
Les tableaux 6 (stations ayant donné lieu de 2 pêches de recapture) et 7 (stations à 3 pêches de recapture), exposent ces résultats.
Une valeur moyenne m de la mortalité naturelle mensuelle a été calculée de la façon suivante :

$$m = (.0098 \times \sqrt{63} + .0072 \times \sqrt{58} + .005 \times \sqrt{24} + .0039 \times \sqrt{36} + 0.007 \times \sqrt{20})\ /\ (\sqrt{63} + \sqrt{58} + \sqrt{24} + \sqrt{20} + \sqrt{36})$$

m est la valeur moyenne des mortalités calculées par station ponctuées par la racine carrée du nombre de trocas vus. Le taux annuel est alors égal à : 1-exp (-.0068 x 12) = .078.
La valeur moyenne obtenue constitue une estimation très plausible de la mortalité naturelle. Faute d'un nombre suffisant de trocas marqués et recapturés, il n'est toutefois pas possible de mieux la préciser et de lui donner un intervalle de confiance.

## 5. ETUDE DU RENDEMENT PAR RECRUE DANS LA PERSPECTIVE D'UNE EXPLOITATION OPTIMALE

5.1. La notion de rendement par recrue

La notion de recrutement, c'est-à-dire le processus par lequel la fraction juvénile de la population s'intègre à la partie "pêchable" est dans notre cas tout à fait artificielle et indépendante d'un facteur saisonnier ou autre, contrairement à de nombreuses espèces. Le recrutement se fait de façon continue, les pontes étant étalées dans le temps et les animaux fixés dès leur premier âge sur les lieux de pêche. Dans le modèle que nous nous

Tableau 6

| | MERLET | | TOUAOUROU | | KOUARE | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Nombre de trocas marqués | 35 | | 92 | | 141 | |
| Nombre de trocas vus au moins une fois. | 24 | | 20 | | 36 | |
| Intervalle de temps en mois : T1 ; T2. | 7,7 ; 20 | | 2 ; 2,3 | | 10,6 ; 10 | |
| Nombre de trocas dans les différents cas : | Prédits | Réels | Prédits | Réels | Prédits | Réels |
| 2,0 | 7.9 | 7 | 7.7 | 8 | 31.3 | 31 |
| 0,0 | 10.4 | 11 | 72.2 | 72 | 104.9 | 105 |
| 2,2 | 9.3 | 9 | 3.0 | 3 | 1.5 | 2 |
| 1 | .8 | 2 | .2 | 0 | 2.8 | 3 |
| 0,2 | 4.3 | 5 | 8.2 | 8 | .3 | 0 |
| 2,1 | 1.3 | 1 | .1 | 0 | .1 | 0 |
| 0,1 | 1.0 | 0 | .7 | 1 | .1 | 0 |
| Paramètres | | | | | | |
| P1 | | .68 | | .27 | | .85 |
| P2 | | .97 | | .72 | | .16 |
| m | | .0050 | | .0070 | | .0039 |
| f | | .028 | | .407 | | .118 |

Notation :

2 : le troca est vu vivant

1 : le troca est vu mort et retiré de la station

0 : le troca n'est pas vu

N.B. : Le point décimal "anglo-saxon" (Ex : .028) a été utilisé pour éviter les confusions avec la description des cas possibles (Ex : 2,0,1).

## Tableau 7

(1) en plaçant ceux qui ont été retrouvés sans étiquette dans des cas estimés.

(2) en considérant non vus ceux qui ont perdu leur étiquette.

| | MERLET | | | PHARE AMEDEE 1 | | PHARE AMEDEE 2 | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Nombre de trocas marqués | 122 | | | 107 | | 96 | |
| Nombre de trocas vu au moins une fois. | 63 | | | 61 | | 58 | |
| Intervalles de temps en mois : T1 ; T2 ; T3. | 10; 7,7;20 | | | 5;3;7 | | 6;3;4 | |
| Nombre de trocas dans les différents cas | Prédits | Réels (1) | Réels (2) | Prédits | Réels | Prédits | Réels |
| 2,0,0 | 27.9 | 33 | 28 | 20.3 | 22 | 10.2 | 11 |
| 0,0,0 | 61.1 | 59 | 64 | 49.3 | 46 | 38.9 | 38 |
| 2,2,0 | 13.4 | 7 | 10 | 12.1 | 13 | 15.5 | 14 |
| 1 | 7.3 | 9 | 9 | 6.8 | 11 | 2.4 | 3 |
| 2,2,2 | 2.4 | 6 | 3 | [illegible].8 | 1 | 13.9 | 16 |
| 0,2,0 | 1.9 | 4 | 4 | 4.9 | 7 | 5.6 | 7 |
| 2,1 | 1.7 | 2 | 2 | 1.4 | 0 | .7 | 0 |
| 0,1 | .9 | 1 | 1 | 2.1 | 2 | 1.1 | 2 |
| 2,0,1 | 1.4 | 1 | 1 | 1.1 | 0 | .1 | 0 |
| 0,2,2 | .4 | 0 | 0 | 1.1 | 2 | 5.0 | 3 |
| 0,0,2 | .2 | 0 | 0 | .9 | 0 | .5 | 1 |
| 2,0,2 | 1.5 | 0 | 0 | 2.2 | 3 | 1.3 | 1 |
| Paramètres | | | | | | | |
| P1 | .87 | | | .71 | | .73 | |
| P2 | .62 | | | .56 | | .91 | |
| P3 | .67 | | | .43 | | .65 | |
| m | .0098 | | | .024 | | .0072 | |
| f | .0669 | | | .102 | | .0781 | |

proposons de développer, nous avons fixé une taille seuil (LR) à partir de laquelle le devenir des animaux sera étudié en détail. L'individu sera considéré "recruté" lorsqu'il a atteint LR (6 cm). Ensuite il sera soumis à une mortalité naturelle que nous supposerons à taux constant puis à une mortalité par pêche lorsqu'il dépassera la taille LP (taille à la 1ère capture).

5.2. <u>Les paramètres du rendement par recrue</u>

- La courbe de croissance en longueur

$L(t) = L_\infty(1 - e^{-kt})$ L est exprimé en cm.

et son inverse donnant l'âge en fonction de la longueur

$T(l) = \frac{1}{k} \text{ Log } (\frac{L_\infty}{L_\infty - l})$, $L_\infty = .13.3$, $K = .24$

La valeur de K choisie est une valeur acceptable dans le cas d'un milieu favorable aux trocas, c'est-à-dire propice à la pêche.

- La courbe de croissance en poids

$P(t) = aL(t)^b = aL_\infty^b (1 - e^{-kt})^b$

P est exprimé en gramme ; a = 0.30 et b = 2.95.

Les paramètres de la relation diamètre - poids de la coquille vide ont été estimés à partir d'un échantillon de 267 trocas provenant de Touaourou et du Phare Amédée.

- La mortalité naturelle m ; m = .078.
- La mortalité par pêche F.

Soumis aux taux de mortalité globale Z = m + F et
si $N_o$ est le nombre d'individus au temps $t_o$, le nombre d'individus survivant au temps t est :

$N(t) = N_o e^{-Z(t - t_o)}$

F = .6 et F = .4 donnent les taux de survie au bout de 2 ans : 25 % et 37 % respectivement. L'effort de pêche (d'après des observations empiriques de la survie), se situant actuellement dans l'intervalle (0.4, 0.6) suivant les secteurs.

- La valeur commerciale

3 classes ont été considérées.

1°/ La meilleure catégorie = animaux de moins de 10 cm

$V(t) = 1.3 P(t)$

2°/ La seconde catégorie : animaux de plus de 10 cm et moins de 12 cm

$V(t) = 1.15 P(t)$

3°/ La troisième catégorie : animaux de plus de 12 cm

$V(t) = P(t)$

5.3. Le rendement en valeur par recrue

Si LP est la longueur à la première pêche, l'individu sera soumis à la mortalité naturelle entre les temps T (LR) et T (LP).

Le taux de survie à la taille LP sera donc :

$$N\ (T\ (LP) - T\ (LR)) = e^{-m(T\ (LP)\ -\ T\ (LR))}$$

On obtiendra, en fonction de la taille LP, le rendement par recrue suivant :

$$R\ (LP) = e^{-m(T\ (LP)\ -\ T\ (LR))} \int_{T(LP)}^{\infty} V\ (t)\ \frac{F}{m + F}\ N\ (t - T\ (LP))\ dt$$

L'intégration a été effectuée de façon numérique sur ordinateur.

5.4. Résultats

La figure 6 montre, en fonction de la taille minimale LP, le rendement en valeur qu'il est possible d'obtenir lorsque F = .5 .

On s'aperçoit alors qu'il est intéressant d'augmenter LP jusqu'à 11 cm, la croissance en poids étant supérieure à la mortalité naturelle. Cependant il est certain que la demande en coquilles âgées ne serait pas suffisante et que les cours de celles-ci baisseraient. Augmenter LP de 8 cm (actuel) à 9 cm serait déjà appréciable pour le rendement.

Un autre aspect très important du passage de LP = 8 cm à LP = 9 cm est le gain réalisable en biomasse féconde. Si un animal est mature à 7 cm (environ 3 ans) il atteindra 8 cm 6 mois plus tard et 9 cm un an à un an et demi plus tard. Le temps où la ponte est possible est quasiment nul dans le premier cas alors qu'il ne l'est plus dans le second cas. D'autre part, les animaux de 9 cm émettent un nombre de gamètes bien supérieur à celui des animaux de 8 cm.

Figure 6 - Rendements en valeur par recrue en fonction de la taille à la première capture. (K = .24, m = .078, F = .5).

CONCLUSION

La technique du marquage des coquilles s'est révélée efficace pour mesurer le rythme de croissance des trocas ; en effet, des taux de recaptures non négligeables ont pu être obtenus, même après de nombreux mois de liberté et beaucoup de coquilles ont été recapturées plusieurs fois.

La croissance des trocas semble très variable suivant les conditions de l'environnement ; nous avons mis en évidence le rôle de leur situation sur le récif mais il est vraisemblable que d'autres facteurs tels que les caractéristiques hydrologiques et l'agitation de l'eau, ont une action décisive sur le rythme de la croissance. Des travaux ultérieurs sont à envisager pour préciser ces facteurs externes mais, dans un premier temps, la croissance moyenne calculée montre un net ralentissement après 6 à 7 ans d'âge.

Le récif barrière quand il est étroit apparaît moins favorable et serait le plus vulnérable dans ce cas. Il paraît opportun, dans un premier temps, d'augmenter la taille minimale à la première capture et peut-être d'interdire momentanément la pêche. La première mesure entraînera, après un délai assez court, une augmentation des tonnages pêchés et de la biomasse féconde. La seconde mesure permettra le maintien de la population de trocas dans des zones ou elles est fortement menacée. Dans un proche avenir, il n'est pas impossible d'espérer obtenir une production de juvéniles à partir d'une écloserie et de procéder au repeuplement du lagon Calédonien.

o

o o

*NOTA BENE : Ce texte est la version condensée, en particulier pour la partie mathématique, d'un document multigraphié du laboratoire d'océanographie du Centre ORSTOM de Nouméa. Il peut être obtenu sur simple demande à l'auteur principal.*

BIBLIOGRAPHIE

ANGOT (M.),1958 - Trochus research in New Caledonia . S.Pac.Comm.Quart.Bull., 4 : 25-33

ASANO (N.),1940 - On the growth of top shell. Journ.Fish., Tokyo, 35 (4) : 92-98

BOUCHET (P.) et BOUR (W.),1980 - The trochus fishery in New Caledonia. S.Pac.Comm.Fish. News, 20 : 9-12

DEVAMBEZ (L.),1960-1957 - Trochus transfer to Cooks apparently successul.S.Pac.Bull.,10:31-36

GAIL (R.),1958 - Contribution à l'étude du trocus en Nouvelle-Calédonie. Rapport O.R.S.T.O.M. Nouméa, (polycopié), 37 p.

GAIL (R.) et DEVAMBEZ (L.),1958 - Selected annoted bibliography of trochus.S.Pac.Comm. Tech.Pap., 111, 17 p.

GULLAND (J.A.),1969 - Manuel des méthodes d'évaluation des stocks d'animaux aquatiques. Première partie : analyse des populations.Manuels FAO de science halieutique,4,160 p.

HESLINGA (G.A.),1980 - Report on Palau's trochus hatchery projet.S.Pac.Comm.Fish.News,20:4-8

JONES (R.),1966 - Manuel sur les méthodes d'évaluation des stocks ichtyologiques. 4è partie. Le Marquage. FAO Fish.Techn.Pap., 51 suppl. 1, 104 p.

JOSSE (E.),LE GUEN (J.C.),KEARNEY (R.),LEWIS (A.),SMITH (A.),MAREC (L.) et TOMLINSON (P.K.), 1979 - Croissance des bonites à ventre rayé. Doc.occ.C.P.A., 11, 83 p.

LE GUEN (J.C.),1973 - Croissance des Albacores (Thunnus albacares).Doc.Scient.CRO Abidjan, IV (3) : 1-28 .

Mc GOWAN (J.R.),1957 - Trochus studies in U.S. Trust Territory.S.Pac.Comm.Quart.Bull.,7:22-26

Mc GOWAN (J.R.),1958 - The trochus fishery of the trust territory of the Pacific Island. Unpubl.Rept.High.Commissionner,U.S. Trust Territory of the Pacific Island, 46 p.

MILLER (R.G.),1974 - The Jackknife - a review. Biometrika, 61 : 1-15.

MOORHOUSE (F.W.),1932 - Notes on Trochus niloticus . Sci.Rept.Gt.Barrier Reef Exped., 1928-1929, 3 (5) : 145-155 .

PEARSON (R.G.),1980 - Assessment and management of Fisheries for sessile Invertebrates . Seminar on Marine and coastal processes in the Pacific.Port Moresby 1980. 42 p.

RAO (H.S.),1936 - Observations on the Growth and longevity of Trochus niloticus Linn. in the Adaman Islands. Records of the Indian Museum,Calcutta, 38 : 473-499 .

RAO (H.S.),1937 - On the habit and habitats of Trochus niloticus Linn. in the Adaman Seas. Records of the Indian Museum. Calcutta, 39 (part I) : 47-82.

RAO (H.S.) et RAJA (K.C.K.E.),1936 - Statistical Study of the Data of Growth in Shelles of Trochus niloticus Linn.in Andaman waters.Records of the Indian Museum.Calcutta, 38: 500-503 .

RICKER (W.E.),1975 - Computation and Interpretation of Biological Statistics of Fish Populations.Journal Fish.Res.Board of Canada, Bull.191, 382 p.

RISBEC (J.),1930 - Etude d'un mollusque nacrier, le troque (Trochus niloticus L.) . Faune des Col.Franç, tome 4, fasc.2 : 149-189 .

STOJKOVICH (J.O.) et SMITH (B.D.),1978 - Survey of the edible marine shellfish and sea urchins on the reefs of Guam. Aquatic Wildl. Resources Div.,Guam Dept. Agric.,Tech. Rept., 2, 65 p.

Haliotis, 12, 1982
p.91 à 110.

# FACTEURS DE CROISSANCE CHEZ LES MOLLUSQUES GASTEROPODES EUTHYNEURES

par
Jean TARDY
*Laboratoire de Biologie Biochimie Marines et Phycoécologie, Université de Poitiers - I.U.T. La Rochelle - Rue de Roux, 17026 LA ROCHELLE CEDEX*

ABSTRACT :

The author sums up the current knowledge on the field of intrinsic growth factors (neuroendocrine and specific metabolic mecanisms) and extrinsic growth factors (action of environmental factors) in Euthyneuran Molluscs. This survey shows the need to pursue and to develop an effort in this area to be able to derive the general teaching which concerns these Molluscs.

RESUME :

L'auteur fait le point sur les résultats acquis vis-à-vis des facteurs de croissance intrinsèques (mécanismes neuro-endocrine et métaboliques spécifiques) et extrinsèques (action des facteurs d'environnement) chez les Mollusques Euthyneures. Ce bilan montre qu'il est indispensable de poursuivre et de développer un effort dans ce domaine pour pouvoir tirer des enseignements généraux concernant ces Mollusques.

MOTS CLES : facteurs croissance - Mollusques Euthyneures.

KEY WORDS : Growth factors - Euthyneuran Molluscs.

## INTRODUCTION :

Peu de recherches ont eu pour but l'étude de la croissance chez les Gastéropodes Euthyneures. Après les travaux descriptifs précurseurs de BAILY (1931) sur *Lymnaea columella*, de DEFAYE (1945 a et b) sur quelques Hélicidés, et surtout ceux, fondamentaux, d'ABELOOS (1942 a et b, 1943, 1944, 1945) sur divers Stylommatophores Arionidés et Limacidés, l'intérêt des Scientifiques s'est principalement porté sur la physiologie et l'endocrinologie de la reproduction. Ces dernières années, l'approfondissement de nos connaissances dans ce domaine a fait apparaître une interdépendance des fonctions de reproduction et de croissance. Ceci a amené un développement des études des modifications métaboliques apparaissant à la suite des diverses interventions chirurgicales (ablations, greffes...) pratiquées dans le cadre des recherches endocrinologiques.

Parallèlement, s'est développée l'écophysiologie : les efforts ont surtout porté sur les effets des facteurs de milieux sur les fonctions de reproduction et de croissance, en particulier pour des espèces à valeur économique. En effet, une bonne connaissance de ces fonctions est de grand intérêt pour mener à bien des élevages à des fins alimentaires ou sanitaires (lutte contre les Mollusques vecteurs de diverses maladies parasitaires : bilharzioses, distomatoses...).

Dans ce rapport, destiné à faire le point de l'avancement des recherches dans ce domaine, nous distinguerons donc des facteurs intrinsèques (métaboliques, endocriniens...) et des facteurs de milieu ou extrinsèques.

## RESULTATS EXPERIMENTAUX

### I - Facteurs intrinsèques :

#### 1) Contrôle endocrine :

Chez les Pulmonés Basommatophores : un contrôle endocrine de la croissance a été mis en évidence chez *Lymnaea stagnalis* par GERAERTS (1976). Un groupe d'une cinquantaine de cellules neurosécrétrices, "les cellules vert clair", situé dans chaque ganglion cérébroïde serait responsable de l'émission de l'hormone de croissance. L'aire neurohémale correspondante est située à la périphérie du nerf médian de la lèvre (JOOSSE 1964).

Des expériences d'ablation et d'implantation ont permis de conclure à l'action stimulante générale de cette neurohormone : elle agit en effet sur la croissance du corps, de la coquille et des organes.

L'incorporation d'acides aminés marqués dans les protéines des cellules du manteau est stimulée in vitro par l'adjonction d'extrait du nerf médian de la lèvre.

Un second centre endocrine est constitué par les lobes latéraux des ganglions cérébroïdes : ils exercent une action inhibitrice de la croissance, puisque leur ablation induit le gigantisme. Cette capacité inhibitrice est inversement correlée à une stimulation de la reproduction, autre fonction des lobes latéraux.

Ces résultats ont été récemment confortés par l'étude du rôle des lobes latéraux et de la glande hermaphrodite de *Bulinus truncatus* sur le contrôle de la croissance corporelle et la reproduction (GERAERTS et MOHAMED, 1981). Ces auteurs montrent d'autre part que la castration est suivie d'une accélération de la croissance corporelle (comme cela a été observé dans la nature à la suite de castrations parasitaires, (voir plus loin) sans pouvoir toutefois préciser quelle en était la cause, hormonale ou neuronale.

Chez les Pulmonés stylommatophores: l'ablation des tentacules oculaires inhibe la croissance de *Milax gagates* (VIANEY-LIAUD, 1975) comme le montre l'analyse critique de sa courbe de croissance, comparée à celle d'individus indemnes, en excluant l'action de la seule intervention chirurgicale. Par ailleurs, les expériences de PELLUET et LANE (1961), de WATTEZ et DURCHON (1972) sur les Arionidés *Arion ater* et *Arion subfuscus*, de GOTTFRIED et DORFMAN (1969) sur *Ariolimax californicus*, montrent que les tentacules ont un rôle inhibiteur de l'ovogénèse ou de la spermatogenèse. L'antagonisme du contrôle des fonctions de croissance et de reproduction ayant été démontré chez les Basommatophores, on pouvait supposer qu'il en était de même chez les Stylommatophores, le tentacule oculaire constituant

chez ces derniers, un organe de stockage de type neuro-hémal analogue à celui mis en évidence par S. LE GALL (1974) chez la Crépidule et dont le rôle dans les phénomènes de reproduction a été bien établi.

Enfin, WIJDENES et RUNHAM (1977) ont pu montrer que la croissance corporelle d'*Agriolimax reticulatus* était sous la dépendance d'une neuro-hormone émise par les homologues des cellules cérébrales vert-clair de la Lymnée.

Ainsi se dégage, chez les Pulmonés, une certaine homogénéité des mécanismes, qui laisse présager une possible généralisation, lorsqu'une expérimentation plus élargie aura été réalisée.

Chez les Opisthobranches : les facteurs endocrines de la croissance, les sites d'élaboration et les organes de stockage sont encore à découvrir. La structure très massive et complexe du cerveau est un handicap important pour mener une expérimentation dans ce domaine chez les Nudibranches, seuls Opisthobranches ayant fait, avec *Aplysia rosea* (VICENTE 1969), l'objet d'études expérimentales sur la reproduction (TARDY, 1971, 1973). Il serait par conséquent souhaitable que des investigations poussées soient entreprises sur ces formes.

2) Facteurs de métabolisme spécifique :

Si l'on fait abstraction des variations individuelles dont l'origine tient probablement à des potentialités intrinsèques différentes mais qui ne s'expriment en général qu'à certaines conditions, la croissance de chaque espèce est spécifique et apparaît statistiquement identique pour les individus d'une espèce ou d'une race physiologique donnée, placés dans des conditions identiques (BAILY 1931, ABELOOS 1944).

D'une façon générale, la vitesse de croissance relative est d'autant plus élevée que la taille spécifique des individus adultes est faible : ainsi des Nudibranches tels *Tergipes despectus* ou *Eubranchus doriae*, dont la taille des adultes est en moyenne respectivement de 3 et 5 mm, sont matures en 3 à 4 semaines et ont une durée de vie de 5 à 6 semaines (DUFRENE et TARDY 1976), alors qu'*Aeolidiella alderi*, qui atteint 30 mm en moyenne, a une durée de vie de 32 à 40 semaines (CHEVALIER, MOCQUARD, TARDY, 1974).

Par contre, des variations importantes, parfois surprenantes, peuvent être notées entre espèces voisines, vivant dans le même milieu, appartenant au même genre et dont la taille adulte est semblable : c'est ainsi que *Phestilla sigobae* a un cycle d'oeuf à oeuf de 38 jours, alors que celui de *Phestilla melanobranchia*, espèce très voisine par la taille et les moeurs analogues, est de 60 jours (HARRIS, 1975). L'exemple le plus frappant est rapporté par BAYER (1962) à propos de *Fiona pinnata* : en effet, à leur récolte, la taille des trois juvéniles trouvés avec un adulte sur une Vélelle était d'environ 8 mm ; quatre

jours plus tard, ils avaient presqu'égalé la taille de l'adulte (soit environ 25-30 mm) ! Huit jours après leur capture, ces individus déposaient leurs premières pontes et en trois semaines les quatre Fiona ont déposé 89 pontes, soit chacun plus d'une par jour pendant 21 jours, alors qu'ils sont restés quelque temps (au moins trois jours successifs) sans nourriture ! De même, la croissance des larves est étonnante puisque des véligères pourvues de coquille apparaissent en 46 h.

Ainsi, placée dans les mêmes conditions d'environnement et abstraction faite des variations individuelles, la vitesse de croissance est un caractère spécifique de chaque espèce. Elle dépend des capacités métaboliques propres à chacune d'elle et la croissance peut être, en conséquence, très différente de l'une à l'autre.

CAREFOOT (1967), comparant la croissance d'*Archidoris pseudoargus*, de *Dendronotus frondosus* et d'*Aplysia punctata*, avait constaté que la croissance de la première de ces espèces était plus rapide que celle des deux autres. En faisant le bilan énergétique, il avait trouvé que ce n'était pas l'absorption d'une quantité de nourriture supérieure, ni de meilleure qualité, qui permettait d'expliquer les différences de croissance observées, mais une plus grande efficacité de conversion de la nourriture absorbée. Contrairement aux deux autres espèces qui acceptent diverses proies, *Archidoris pseudoargus* se nourrit presqu' exclusivement de l'éponge *Halichondria panicea*. A la suite de son étude minutieuse, CAREFOOT insiste sur le fait "how well adapted is this species to utilize a diet of sponge tissue".

En ce qui concerne *Fiona pinnata*, le problème ne se pose pas tout à fait dans les mêmes termes dans la mesure où ce Mollusque est capable de se nourrir aussi bien à partir de Cnidaires (les Vélelles) ou de Crustacés (*Lepas anatifera*) : il semble peu vraisemblable que *Fiona pinnata* puisse être adaptée à deux nourritures aussi différentes, alors que *Lepas pectinata*, des Physalies, ou des *Anemonia sargassensis* ne sont en aucun cas acceptés comme nourriture.

En conclusion, sans vouloir minimiser l'importance du facteur extrinsèque "nourriture", que nous étudierons un peu plus loin, nous pouvons dire que des facteurs intrinsèques originaux, encore bien mal étudiés, sont à l'origine des réponses spécifiques observées. Ils modulent les lois générales régissant la fonction vis-à-vis des divers facteurs du milieu.

## II - Facteurs de milieu ou facteurs extrinsèques :

Nous nous attacherons principalement aux travaux expérimentaux, la complexité des interactions ne permettant que rarement, en milieu naturel, de dégager le rôle joué par chaque facteur.

Quelques études ont été réalisées chez les Pulmonés Basommatophores et Stylommatophores et sur divers Opisthobranches dans des conditions expérimentales contrôlées. Ces expériences portent sur l'effet de la nourriture, de la température, des groupements, de l'éclairement, des ions et substances dissoutes, et du parasitisme.

1) La nourriture.

La nourriture apparaît comme un des facteurs prépondérants de la croissance et des expériences instructives ont été réalisées à cet égard. Chez le Pulmoné *Lymnaea stagnalis*, VAN DER STEEN et col. 1969, montrent que la croissance corporelle est directement liée à la quantité de nourriture fournie. SCHEERBOOM (1978) et SCHEERBOOM et GELDSOF (1978) ont quantifié et précisé ces données, montrant qu'il y avait une relation linéaire entre l'accroissement des parties molles, de la reproduction et la quantité de laitue assimilée (consommation moins fécès). La valeur minimale pour qu'il y ait croissance chez des *Lymnaea stagnalis* de 28-29 mm est de 5 mg de laitue en poids sec par jour, et de 6-7 mg pour qu'il y ait reproduction.

En ce qui concerne la coquille, une relation semblable a été trouvée, mais le poids de la coquille augmente aussi pendant le jeûne car le carbonate de calcium est directement prélevé dans l'eau. D'autre part, une étude de la concentration en glucose de l'hémolymphe montre que celle-ci augmente avec l'augmentation de nourriture.

Au plan qualitatif, il n'apparaît pas de différence de croissance lorsque les Lymnées sont nourries avec de la laitue ou du Bemax. Mais pour des quantités importantes et égales de laitue ou de Bemax assimilées, ces auteurs constatent une augmentation considérable de la concentration en glucose dans l'hémolymphe et une plus grande production de pontes (contenant moins d'oeufs) pour le groupe de Lymnées nourri avec le Bemax. Ainsi, dans cette expérience, la qualité de la nourriture joue sur certains aspects du métabolisme et pas sur la croissance ; il est cependant acquis que certaines qualités de nourriture puissent influer largement sur la croissance comme cela a été démontré dans le cas de *Lymnaea elodes* (EISENBERG, 1966) et de divers Stylommatophores (voir CHEVALLIER 1982).

Paradoxalement, c'est chez les Opisthobranches que les travaux les plus poussés ont été réalisés bien qu'ils soient peu nombreux. Les études les plus complètes et significatives sont celles de CAREFOOT, (1967 b) sur *Aplysia punctata* et de FU-SCHIANG-CHIA et SKEEL, (1973) sur *Olea hansineensis*.

Ainsi, cet Ascoglosse qui se nourrit de la ponte de divers Mollusques, avec une préférence marquée pour celle d'*Haminoea*, absorbe le double de nourriture lorsqu'il s'agit d'oeufs de cette espèce. Dans ces conditions, *Olea hansineensis* a une croissance absolue plus grande, atteint une taille supérieure et pond deux fois plus que si elle est nourrie d'oeufs d'*Aglaja*. Il y a là un caractère intrinsèque spécifique du prédateur qui

trouve sa justification dans l'établissement d'un métabolisme plus favorable à l'espèce. Il est probable que les oeufs d'*Haminoea* sont, soit plus riches en éléments nutritifs, soit constitués de substance dont l'assimilation est meilleure que s'il s'agit d'oeufs d'*Aglaja*. Pour s'en assurer, il aurait fallu prendre en compte la valeur énergétique de chaque aliment et des fécès correspondants et réaliser l'analyse biochimique des aliments, ce qui n'a pas été fait dans ce cas.

Par contre, CAREFOOT (1967 b), a pratiqué une expérimentation très complète de ce point de vue chez *Aplysia punctata* vis-à-vis de diverses algues. Cet auteur a testé huit espèces d'algues brunes, vertes et rouges comme nourriture. Il montre que le taux de croissance d'*Aplysia* varie de façon décroissante dans l'ordre suivant : *Plocamium* > *Enteromorpha* > *Ulva* > *Heterosiphonia* > *Cryptopleura* > *Delesseria* > *Laminaria*. Dans la composition globale en cendres, protéines, lipides et glucides des diverses algues étudiées, il n'apparaît pas de caractéristiques clairement définies pouvant rendre compte des différences de taux de croissance constatées.

L'absorption de la nourriture sèche totale est la plus faible pour les algues fournissant le taux de croissance le plus faible, la plus élevée pour celles donnant un taux de croissance modéré et intermédiaire pour celles donnant la meilleure croissance.

L'efficacité de conversion de la nourriture absorbée en tissus est la meilleure pour les algues donnant la plus faible croissance (*Delesseria* et *Laminaria*) ; pour les autres algues testées, l'efficacité de conversion décroît en relation directe avec la décroissance de la valeur de chacune d'elles vis-à-vis de la croissance d'*Aplysia*. Les mêmes acides aminés ont été retrouvés dans chaque nourriture. Chez les algues vertes (*Enteromorpha*, *Ulva*) cependant, leur abondance est quatre fois moindre que chez les algues rouges (*Heterosiphonia*, *Delesseria*). L'absorption des acides aminés par l'Aplysie est plus forte et plus uniforme pour les algues rouges testées (*Heterosiphonia*, *Delesseria*, *Plocamium*) que pour les algues vertes.

D'autre part, l'Aplysie peut pondre jusqu'à 7 fois plus avec un régime à base de *Plocamium* ou d'*Enteromorpha* qu'avec un régime de *Cryptopleura*.

Enfin, la proportion de croissance représentée par le poids de la ponte décroît de 45 % sur régimes de *Plocamium*, *Enteromorpha* et *Ulva* à 35 % sur régimes d'*Heterosiphonia*, *Cryptopleura* et *Delesseria*, à 17 % sur celui de *Laminaria*.

Ainsi, il apparaît que l'influence de la nourriture sur la croissance n'est pas une fonction de la qualité énergétique des espèces d'algues absorbées mais dépend de facteurs qui apparemment du moins tiennent à l'originalité spécifique de goût et de métabolisme d'absorption du Mollusque considéré vis-à-vis des espèces d'algues testées.

Dans un travail précédent (1967 a), ce même auteur a étudié la croissance comparée de trois Opisthobranches : *Aplysia punctata*, nourrie avec *Plocamium coccineum*, *Archidoris pseudoargus*, nourri avec l'éponge *Halichondia panicea* et *Dendronotus frondosus*, avec l'Hydraire *Tubularia larynx*. Il montre que c'est *Archidoris pseudoargus* qui présente la meilleure croissance, non par un plus haut pourcentage de nourriture absorbée, mais par la remarquable efficacité de conversion de la nourriture ingérée. CAREFOOT relie cette capacité exceptionnelle au fait que *Archidoris pseudoargus* se nourrit d'une seule espèce d'Eponge, *Halichondia panicea*, et serait de ce fait hautement adapté à cet aliment alors qu'*Aplysia punctata* et *Dendronotus frondosus*, plus éclectiques, présenteraient un coefficient de conversion plus faible de ce fait.

Les modalités par lesquelles la nourriture influe sur la croissance sont assez variées et difficiles à prévoir : il semble que la croissance sera d'autant meilleure que le coefficient de conversion de la nourriture sera élevé, c'est-à-dire que l'adaptation à cette nourriture sera étroite, Ex. : *Archidoris pseudoargus* vis-à-vis d'*Halichondia panicea*. Cependant, dans le cas d'espèces plus éclectiques, ce peut être la quantité de nourriture ingérée qui pallie à une qualité énergétique moindre, déterminant une croissance équivalente à celle obtenue avec la meilleure nourriture, Ex. : *Aplysia punctata* vis-à-vis des *Enteromorpha* et de *Plocamium coccineum*. Mais, dans ces conditions, on est obligé de reconnaître qu'une prise de nourriture, par l'Aplysie, supérieure s'il s'agit d'Enteromorphe, correspond à un comportement intrinsèque original du Mollusque vis-à-vis de ce type d'aliment. Ce n'est plus seulement la valeur alimentaire de l'algue qui est en cause dans le déterminisme de la croissance du Mollusque. Il faut rappeler ici que le rôle stimulant de la chémoréception a été mis en évidence chez les Mollusques herbivores : *Aplysia juliana* est fortement attirée vers sa plante fourrage *Ulva lactuca* par une exocoactone produite par cette algue. L'eau contenant cette substance reste active même après une dilution de 150 000 fois. Une goutte de cette eau déposée à proximité de la bouche induit des mouvements radulaires comme lors de la prise d'un repas. Enfin, il semble que cette eau contienne un phagostimulant (FRINGS et FRINGS, 1965 *in* GILLES, 1972).

En conclusion, s'il apparaît une relation simple de corrélation positive, entre la quantité de nourriture, la croissance et la reproduction, au plan qualitatif, le facteur nourriture se trouve intimement lié aux caractères propres et originaux de chaque espèce de Mollusque : choix qualitatif, mais aussi quantitatif qu'il effectue, ainsi qu'efficacité métabolique vis-à-vis de l'aliment et vis-à-vis de telle ou telle fonction, la reproduction pouvant être favorisée mais pas la croissance (cf *Lymnaea stagnalis*, SCHEERBOOM, 1978) ou, peut-être ? inversement.

2) La température.

La température comme facteur de croissance n'a pas fait l'objet de beaucoup de travaux complets chez les Euthyneures. Il s'agit pourtant d'études plus faciles à interpréter que dans le cas précédent. Cependant, grâce à des recherches chez de nombreux poïkilothermes aquatiques, la loi suivante, assez générale, a pu être dégagée : "dans l'intervalle de température compatible avec la survie de l'espèce, la taille maximale atteinte et la durée de vie varient en raison inverse de la température" ceci a été constaté par divers auteurs chez des Lamellibranches, Prosobranches et Céphalopodes (*in* NEWELL, 1964) et confirmé par CHEVALIER, MOCQUARD et TARDY (1974) pour l'Opisthobranche *Aeolidiella alderi*. Chez ce Nudibranche, une différence de température de 6°C (de 16 à 22°C) amène à une différence de taille moyenne de divers lots homologues au moment de la première ponte de 42 à 46 %. Cette différence de taille est acquise définitivement et sera maintenue jusqu'à la mort des animaux. Par contre, la maturité est beaucoup plus précoce à 22° : de un mois-et-demi à près de 3 mois selon la densité du groupement, alors que la longévité moyenne atteint six à sept mois à 22°C et dépasse neuf mois à 16°C.

Nous retrouvons dans ces résultats l'antagonisme entre la fonction de croissance et celle de la reproduction.

De nombreuses expériences ont été menées chez les Pulmonés basommatophores : elles montrent bien que la vitesse de croissance augmente avec la température dans une certaine limite et qu'il existe une température optimale, FRASER (1946), VAUGHN (1953), SEGAL (1961), sur le développement et la croissance de *Lymnaea stagnalis*, IMAI (1937) sur celle *L. japonica*, VAN DER SCHALIE et BERRY (1973) sur celles de divers basommatophores.

Cependant, les expériences n'ont pas été poussées assez longtemps pour savoir quelle était la température qui permettait d'obtenir la taille maximale chez les adultes : dans ces conditions, la notion de température optimale pour la croissance doit être considérée avec beaucoup de circonspection.

Enfin, seul, IMAI a observé que les Lymnées élevées à basse température devenaient plus grandes que celles qui étaient maintenues à une température plus élevée.

3) Le groupement.

C'est certainement l'un des facteurs qui a fait l'objet des plus nombreuses observations et expériences, en particulier chez les Pulmonés Basommatophores avec les travaux suivants : TAYLOR, (1900), sur l'ensemble des Pulmonés ; BOYCOTT et col., (1930) sur *Lymnaea palustris* ; NOLAND et CARRIKER, (1946) sur *Lymnaea stagnalis appressa*, CHERNIN et MICHELSON, (1957 a et b) sur *Autralorbis glabratus* ; WRIGHT, (1960), HUNTER, (1961) sur différents Basommatophores ; EISENBERG, (1966, 1970) sur *Lymnaea elodes*, MOOIJ-VOGELAAR et

VAN DER STEEN, (1973) sur *Biomphalaria glabrata* ; SEUGE et BLUZAT, (1980) sur *Lymnaea stagnalis*. Chez les Stylommatophores, citons HERZBERG, (1965) sur *helix pomatia* ; YOM-TOV (1972) sur *Trochoidea (Xerocrassa) scetzesii* ; CHEVALLIER, (1974) sur les Arionidés ; WILLIAMSON et col., (1976), OOSTERHOFF, (1977) sur *Cepaea nemoralis* ; LAZARIDOU-DIMITRIADOU, (1978), LAZARIDOU-DIMITRIADOU et DAGUZAN, (1981) sur *Euparypha (Theba) pisana*. Chez les Opisthobranches, seules les études de CHEVALIER et col., (1974) sur *Aeolidiella alderi* et de DUFRENNE, (1976) sur *Eubranchus doriae* ont été réalisées.

Dans cet ensemble de travaux, la règle très générale suivante a pu être tirée: la taille définitive, la durée de vie et la fécondité sont inversement proportionnelles à la densité du groupement. Il s'agit par conséquent typiquement d'un effet de masse. Cependant, si nous nous reportons à l'étude de CHEVALIER, MOCQUARD et TARDY, (1974) sur *Aeolidiella alderi*, nous constatons que l'effet du groupement se révèle un peu plus complexe chez ces animaux : rappelons qu'il s'agit de carnivores s'attaquant à des proies redoutables, des Actinies, dont la nature et la taille influent sur la nutrition (TARDY et BORDES, 1978) et, par voie de conséquence, sur la croissance.

Chez cette espèce, dans la limite des conditions expérimentales (la comparaison a été effectuée entre individus isolés et groupés par deux, par quatre et par huit), le groupement a un effet initial apparemment favorable sur la croissance. Ceci peut être en relation avec l'attaque des proies, plus efficace lorsque les jeunes animaux ont la possibilité de coopérer. Ultérieurement, apparaît un effet inhibiteur qui semble être en relation avec une concurrence entre animaux.

Nous avions conclu : "On peut en définitive penser que les modifications de la croissance relèvent d'un simple effet de masse, consistant ici en un rapport optimal entre la masse des *Aeolidiella alderi* et des proies en présence".

L'analyse de nouvelles séries expérimentales montées pour préciser ces premières données, nous permet aujourd'hui d'affirmer qu'en ce qui concerne la croissance juvénile, la vitesse relative est semblable quelque soit le groupement expérimenté (x1, x2, x4), mais que la taille limite diminue avec la densité du groupement : la croissance relative, vitesse avec laquelle la "taille limite" sera approchée, semble uniquement déterminée par le rapport nombre d'individus/volume, ce qui représente typiquement un effet de masse (MOCQUARD et TARDY, en préparation), ces faits confirment et précisent nos résultats de 1974, et sont en accord avec les résultats de SEUGE et BLUZAT, (1980) sur *Lymnaea stagnalis*.

Rappelons que nous avons montré, chez *Aeolidiella alderi*, que la taille limite atteinte est déterminée par le type de groupement et la température indépendamment ; jamais, il n'y aura, comme cela est connu dans d'autres embranchements, regroupement ultérieur autour d'une taille limite, spécifique de l'espèce considérée et indépendante des facteurs d'environnement : la taille limite atteinte varie ici pour la même espèce selon le groupement et

la température.

La notion de taille maximale ne correspond donc pas, chez *Aeolidiella alderi*, (et probablement chez tous les Aeolidiacés) à un critère systématique valable.

Une concurrence a été observée entre individus de mêmes lots chez divers Pulmonés. Elle a fait l'objet de discussions (voir LAZARIDOU-DIMITRIADOU et DAGUZAN, 1981) et de l'établissement d'un "coefficient de retard de croissance" qui s'accentue avec la densité du groupement. Il ne s'agit cependant que d'un retard, car au terme de leur vie, la taille des individus d'un même lot est approximativement la même. Il s'agit par conséquent d'un autre phénomène que celui que nous avons décrit ci-dessus pour *Aeolidiella alderi* et qui se superpose à l'effet de masse également observé chez *Theba pisana*.

Il est intéressant de noter que pour la fonction de reproduction, il semble y avoir un optimum de densité (HUNTER, 1964, TARDY et DUFRENNE, 1978, LAZARIDOU-DIMITRIADOU et DAGUZAN, 1981). Croissance et fécondité montrent ici une certaine indépendance dans leurs réponses vis-à-vis du groupement alors qu'habituellement ces fonctions sont correlées.

Il faut souligner que cet effet de masse est valable aussi bien pour des formes aquatiques que terrestres : ceci tend à montrer que ce n'est pas la diminution de l'oxygène qui est la cause majeure du phénomène observé mais bien d'autres facteurs qu'il serait bon de préciser.

4) L'éclairement.

Il s'agit en fait de trois facteurs distincts qui sont l'intensité lumineuse, la longueur d'onde, la photopériode. La majorité des auteurs n'ont pas pris les précautions rigoureuses qui s'imposent pour une expérimentation satisfaisante ; ceci explique probablement les résultats contradictoires constatés.

Des résultats nets — qui seront seuls rapportés ici — semblent être acquis en ce qui concerne la photopériode chez le Pulmoné Basommatophore *Lymnaea stagnalis* et le Stylommatophore *Helix aspersa*.

Chez *Lymnaea stagnalis*, les travaux de JOOSSE, 1964, BOHLKEN et col. (1978) ont été confirmés et précisés par MINNEN et REICHELT, (1981) : les longues photopériodes réduisent la croissance corporelle mais stimulent la reproduction et inversement : une étude quantitative en microscopie électronique montre que ce sont les "Canopy Cells" (CC) qui semblent impliquées dans les phénomènes observés, sans que les voies reliant la photopériode aux cellules neurosécrétrices aient été déterminées.

Chez *Helix aspersa*, DERAY, (1981) indique que, toute autre condition étant égale, sous éclairage constant ou photopériode très longue, (18 h) la croissance est forte alors qu'avec 12 h ou 8 h d'éclairement, la croissance est insignifiante. Il suffit d'ailleurs de replacer les lots maintenus à 8 ou 12 h d'éclairement à 24 h, pour que la croissance reprenne et soit aussi importante que celle observée depuis le début de l'expérience pour les lots à 18 et 24 h d'illumination. La qualité de l'éclairement, son origine ne sont malheureusement pas indiquées.

Il est intéressant de noter que chez *Helix aspersa*, les longues photopériodes ont un effet également très favorable sur la reproduction contrairement à ce qui a été établi d'une façon générale et pour *Lymnaea stagnalis* en particulier, où l'antagonisme des fonctions de reproduction et de croissance est particulièrement marqué.

Rien n'a été fait, à notre connaissance, à ce jour chez les Opisthobranches. Il semble donc vivement souhaitable que des expériences soient entreprises chez ces derniers et que de nouvelles expériences soient réalisées sur des bases rigoureuses chez les Pulmonés, en tenant compte de la nature de la source lumineuse, de son spectre, de son intensité, et des diverses longueurs d'ondes. Il est probable que les réponses à ces facteurs seront différentes selon les espèces auxquelles on s'adressera comme cela a déjà été montré chez les Crustacés Isopodes (MOCQUARD, 1979).

En tout état de cause, il s'agit d'un facteur très important assez facile à mettre en oeuvre dans tout essai d'élevage et qui pourrait avoir des répercussions intéressantes non seulement au plan fondamental mais aussi au plan économique.

5) Ions, substances dissoutes et pH.

Des résultats intéressants ont été obtenus sur le Basommatophore *Biomphalaria glabrata* par THOMAS et col., (1974) : le taux de croissance absolue, (gain de poids individuel par jour) de ce Pulmoné est significativement correlé avec la décroissance du taux de calcium. Le taux de croissance absolue, le taux de croissance spécifique relative et le taux de natalité (de fécondité) tendent à augmenter quand le volume reste constant et la concentration en calcium augmente.

La concentration en calcium apparaît donc comme un facteur favorisant à la fois la croissance et la fécondité.

Cependant, pour une concentration calcique égale, le volume offert à chaque Lymnée s'avère plus favorable à la fois pour la croissance et la fécondité pour les volumes intermédiaires (50 à 100 ml par Lymnée). Ces auteurs en déduisent qu'il existe un facteur favorisant la croissance et la fécondité émis par le Mollusque ; ce facteur, dilué dans les

grands volumes ou entraîné dans le cas des Lymnées soumises à un courant d'eau, expliquerait les plus faibles croissance et fécondité dans ces conditions.

Il est apparu enfin, une corrélation statistiquement significative entre la taille et la fécondité. Il serait bon cependant de poursuivre une telle expérience sur la durée de vie complète de chaque animal afin de déterminer si la fécondité cumulée est équivalente ou non dans les différentes conditions expérimentales utilisées.

Il serait intéressant qu'une expérimentation soit développée vis-à-vis de ces facteurs de croissance (comme cela l'a été, dans une certaine mesure, vis-à-vis de la fécondité (voir TARDY, 1982)). Signalons d'autre part, qu'aucune expérimentation n'a été entreprise dans cette optique, à notre connaissance chez les Opisthobranches.

6) Action du parasitisme et de la castration chirurgicale.

Le parasitisme a fréquemment pour conséquence la castration de l'hôte. Dans ces conditions, la castration est souvent associée à une importante augmentation de la croissance corporelle (voir WILBUR et OWEN, 1964, JOOSSE, 1964). Ces faits sont connus aussi bien chez les Prosobranches que chez les Pulmonés.

La castration chirurgicale, pratiquée par divers auteurs, conduit à la même observation (BOER et col., (1976) sur *Bulinus truncatus*, VIANEY-LIAUD, (1979) sur *Biomphalaria glabrata*. Signalons que BRISSON, (1971) n'a pas observé d'incidence de la castration sur la croissance de *Bulinus truncatus* ; il est vrai que son expérimentation n'avait pas été conduite dans ce but et n'avait pas fait l'objet d'un traitement statistique. Chez les Opisthobranches, aucun travail de ce type n'a été réalisé. Cependant, signalons que chez *Aeolidiella alderi*, les individus castrés semblent vivre plus longtemps que les non castrés (TARDY, inédit). Peut-être, dans ces conditions, atteignent-ils une taille supérieure ? Nos observations trop fragmentaires n'ont pas permis de nous en assurer.

Quoiqu'il en soit, lorsque les travaux ont été menés pour étudier la croissance, nous retrouvons là, comme nous l'avons relevé à diverses reprises, l'antagonisme entre les fonctions de croissance et de reproduction : l'une des deux trouve un regain de vigueur quand l'autre faiblit au travers de mécanismes d'équilibres énergétiques et endocrines.

## III - CONCLUSION GENERALE.

Au travers de ce panorama, — certes, non exhaustif — des facteurs de croissance, nous pouvons constater combien peu nombreuses et partielles sont les donnés accumulées à propos des facteurs extrinsèques ou intrinsèques. Seuls les Pulmonés permettent de dégager une idée générale des mécanismes en cause chez quelques espèces, tout en laissant dans l'ombre bien des aspects : on constate, le plus souvent, l'effet d'un facteur sans pouvoir lui donner une explication. Enfin, un vigoureux effort expérimental reste à faire chez les Opisthobranches, où presque rien n'a été réalisé.

Cependant, un certain nombre de faits est acquis :

1/ - Chez les Pulmonés, existent deux sites neurohormonaux émettant des facteurs intrinsèques antagonistes, agissant sur la croissance. Ils contrôlent en même temps la reproduction qui varie en raison inverse de la croissance ; des précisions sur le rôle de ces facteurs vis-à-vis du métabolisme de certaines substances *in vivo* et *in vitro* ont pu être obtenues et participent à une meilleure compréhension des phénomènes observés.

2/ - Une corrélation positive entre la quantité de nourriture et la croissance a été établie : celle-ci est cependant largement modulée par la capacité de chaque espèce à utiliser les diverses sources de nourriture.

3/ - Dans les limites compatibles avec la vie de l'espèce, une température donnée détermine une vitesse de croissance absolue supérieure à celle que donnera une température plus faible, mais la taille maximale atteinte sera moindre et inversement.

4/ - La densité des groupements agit sur la croissance comme un effet de masse.

5/ - La photopériode semble jouer un rôle important chez certains Pulmonés où elle souligne l'antagonisme des fonctions de croissance et de reproduction.

6/ - Il en est de même du parasitisme, la castration parasitaire ou chirurgicale favorisant la croissance pondérale.

7/ - Enfin, chez les formes dulçaquicoles, le rôle de certains ions, en particulier la concentration en ions calcium, est très importante pour la croissance.

REFERENCES BIBLIOGRAGRAPHIQUES :


ABELOOS, M., 1942a - Les étapes de la croissance chez la Limace rouge ( *Arion rufus L.)* *C.R. Acad. Sci. Fr.* 215 : 38-39.

ABELOOS, M., 1942b - Evolution des caractéristiques de croissance chez les Mollusques Arionidés. *C.R. Acad. Sci. Fr.* 215 : 96-97.

ABELOOS, M , 1943 - Forme de la croissance des espèces du genre *Limax*. *C.R. Acad. Sci. Fr.* 217 : 159-161.

ABELOOS, M., 1944 - Recherches expérimentales sur la croissance. La croissance des Mollusques Arionidés. *Bull. Biol. Fr. Belg.* 78 : 215-256.

ABELOOS, M., 1945 - Evolution par variation du nombre des phases de croissance chez les Mollusques Limaciens. *C.R. Acad. Sci. Fr.* 220 : 62-63.

BAILY, J.L., 1931 - Some data on growth, longevity and fecundity in *Lymnaea columella* Say. *Biol. generalis,* 7 : 407-428.

BAYER, F.M., 1963 - Observations on pelagic Molluscs associated with the Siphonophores *Velella* and *Physalia*. *Bull. Mar. Sci. Gulf and Caribbean* 13, n° 3: 454-466.

BOER, H.H., MOHAMED, A.M., van MINNEN, J., de JONG-BRINK, M., 1976 - Effects of castration on the activity of the endocrine dorsal bodies on the freshwater pulmonate snail, *Bulinus truncatus*, intermediate host of *Schistosoma haema tobium*. *Neth. J. Zool*, 26 : 94-105.

BOHLKEN, G., 1977 - The influence of day ligth on body grouth and female reproductive activity in the pond snail (*L. stagnalis*). *J. comp. Endocr.* 34 : 148.

BOYCOTT, A.E., DIVER, C., TURNER, F.M., 1930 - The inherance of sinistrality in *Lymnaea peregra* ( Mollusca, Pulmonata). *Phil. Trans. Roy. Soc. London*.B219: 51-131.

CAREFOOT, T.H., 1967a -Growth and nutrition of three species of Opisthobranch Molluscs. *Comp. Biochem. Physiol. G.B.* 21, n° 3: 627-652.

CAREFOOT, T.H., 1967b -Growth and nutrition of *Aplysia punctata* feeding on a variety of marine algae. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 47: 565-589.

CHARRIER, M., DAGUZAN, J., 1978 - Etude de la croissance de l'Escargot "Petit Gris" *Helix aspersa* Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné). *Haliotis* 9 (1): 15-18.

CHARRIER, M., DAGUZAN, J., 1980 - Etude du bilan hydrique et de son évolution en fonction de la température et de l'humidité relative chez *Helix aspersa* Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné). *Haliotis* 10 (1): 33-36.

CHERNIN, E., MICHELSON, E.H., 1957a - Studies on the biological control of schistosome-bearing snails. III The effects of population density on growth and fecundity in *Australorbis glabratus*. *Am. J. Hyg.* 65: 57-70.

CHERNIN, E., MICHELSON, E.H., 1957b - Studies in the biological control of schistosome-bearing snails. IV Further observations on the effects of crowding on growth and fecundity in *Australorbis glabratus*. *Am. J. Hyg.* 65: 71-80.

CHEVALIER, F., MOCQUARD, J.P., TARDY, J., 1974 - Croissance et précocité d'*Aeolidiella alderi* (Cocks), (Mollusque Nudibranche): Effets du groupement et de la température. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 99, n°4: 601-621.

CHEVALLIER, H., 1980 - Résultats d'élevages expérimentaux appliqués de l'Escargot Petit-Gris (*Helix aspersa, sensus lato). Haliotis*,9, (1): 49-52.

CHEVALLIER, H., 1982 - Facteurs de croissance chez les Gastéropodes Pulmonés terrestres paléoartiques en élevage. *Haliotis (sous presse)*.

DAGUZAN, J., 1981 - Contribution à l'élevage de l'Escargot "Petit Gris" *Helix aspersa* Müller. *Mémoire ronéotypé édit. ITAVI Rennes 26P.*

DEFAYE, J., 1945a - Les phases de la croissance chez *Helix aspersa* Müller. *C.R. Acad. Sc. Paris* 220: 411-412.

DEFAYE, J., 1945b - Forme de la croissance chez quelques Gastéropodes Hélicidés. *C.R. Acad. Sc. Paris* 220: 476-478.

DERAY, A., 1981 - Compte rendu de la réunion "Escargot". *Edition Centre Univ. d'Héliciculture. Lab. Zool. et Embryol. Fac. Sc. Besançon 25p.*

DEVRIERGLER, T.A., KITS, K.S., TER MAAT, A., LOODER, J.C., 1980 - Morphology and electrophysiology of the ovulation hormone producing neuro-endocrine cells of the fres hawater snail *Lymnaea stagnalis (L). J. Exper. Biol., GBR,* 84: 259-271.

DOGTEROM, A.A., 1975 - (N'a pu être consulté: réf. citée in Joosse J.1976). *VIII th Conf. of Europ. Comp. endocr. Gen. Comp. endocr.*

EISENBERG, R.M., 1966 - The regulation of density in natural populations of the pond snail *Lymnaea elodes. Ecology,* 47: 890-906.

EISENBERG, R.M., 1970 - The role of food in the regulation of the pond snail *Lymnaea elodes. Ecology,* 51: 680-684.

FLORKIN, M., SCHEER, B., 1972 - Chemical Zoology - Volume VII - Mollusca. *Academic Press.*

FORBES, G.S., CRAMPTON, H.E., 1942a - The differentiation of geographical groups in *Lymnaea palustris. Biol. Bull.* 82: 26-46.

FORBES, G.S., CRAMPTON, H.E., 1942b - The effects of population density upon growth and size in *Lymnaea palustris. Biol. Bull.* 83: 283-289.

FRASER, L.A., 1946 - The embryology of the reproductive tract of *Lymnaea stagnalis appressa* Say. *Trans. Amer. Micro. Soc.* 65: 279-298.

FRINGS, H., FRINGS, C., 1965 - Chemosensory bases of food-finding and feeding in *Aplysia juliana* (Mollusca, Opisthobranchia). *Biol. Bull. USA,* 128, n°2: 211-217.

FU-SHIANG-CHIA, SKEEL, M., 1973 - The effect of food consumption on growth, fecundity, and mortality in a Sacoglossan Opisthobranch, *Olea hansineensia,*: *Véliger,* 16, n°2: 153-158.

GERAERTS, W.P.M., 1976 - Control of growth by the neurosecretory hormone of the light green cells in the freshwater snail *Lymnaea stagnalis. Gen. Comp. Endocrinol.*, 29: 61-71.

GERAERTS, W.P.M., MOHAMED, A.M., 1981 - Studies on the role of the lateral lobes and ovotestis of the Pulmonate snail *Bulinus truncatus* in the control of body growth and reproduction. *Intern. J. Invert. Reprod.* 3: 297-308.

GILLES, R., 1972 - Biochemical Ecology of Mollusca. *In Florkin et Scheer Chemical Zool. Mollusca*, 7: 467-499.

GOMOT, L., ENEE, J., 1980 - Biologie de la reproduction de l'escargot *Helix aspersa* Müller: les phases de croissance et la différenciation sexuelle. *Atti. Acad. Fisiocristi Siena*: 73-85.

GOTTFRIED, H., DORFMAN, R.I., FORCHIELLI, E., WALL P.E., 1967 - Aspects of the reproductive endocrinology of the giant land slug *Ariolimax californicus* (Stylommatophora, Gastropoda). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 9: 454-470.

GOTTFRIED, H., DORFMAN, R.I. 1970 - Steroid of Invertebrates. IV. On the optic tentacle gonadal axis in the control of the male-phase ovotestis in the slug *Ariolimax californicus*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 15: 101-119.

HARRIS, L.G., 1975 - Studies on the life history of two coral eating nudibranchs of the genus *Phestilla*. *Biol. Bull.*, 149: 539-550 .

HARRISON, A.D., NDUKU, W., HOOPER, A.S.C., 1966 - The effects of hight magnesium to calcium ratio on the egg laying rate of an aquatic planorbid snail, *Biomphalaria pfeifferi*. *Ann. Trop. Med. Parasitol.* 60: 212-214.

HERZBERG, F., 1965 - Crowding as a factor in growth an reproduction in *Helix aspersa*. *Amer. Zool.*, 5: 254.

HUNTER, W.R., 1961 - Annual variations in growth and density in natural populations of freshwater snails in the West of Scotland. *Proc. Zool. Soc. London*, 136: 219-253.

HUNTER, W.R., 1964 - Physiological aspects of Ecology in Nonmarine Molluscs. *In Physiological of Mollusca, Vol. I Acad. Press*, 83-126.

IMAI, T., 1937 - The larval shell growth of *Lymnaea japonica* Say in special reference to the influence of temperature. *Sc. Rept. Tohoku Imp. Univ.*, 11: 419-432.

JUNG-BRINK, M., de,ter BORG, J.P., BERGAMIN-SASSEN, M.J.M., BOER, H.H., 1979 - Histology and histochimistry of the reproductive tract of the pulmonate snail *Bulinus truncatus* with observations on the effects of castration,its growth and histology. *Int. J. Invertebr. Reprod.* 1: 41-56.

JOOSSE, J., 1964 - Dorsal bodies and dorsal neurosecretory cells of the cerebral ganglia of *Lymnaea stagnalis* L. *Arch. Néerl. Zool.* 16, n°1: 1-103.

JOOSSE, J., 1976 - Endocrinology of Molluscs. *Colloques Internationaux du CNRS*, 251, *Actualité sur les hormones d'Invertébrés*: 107-123.

LAAN, K.L. (Van der), 1980 - Terrestrial Pulmonate reproduction: seasonal and annual variation and environmental factors in *Helminthoglypta arrosa* (Binney) (Pulmonata: helicidae). *Veliger*, 23, n°1: 48-54.

LAZARIDOU-DIMITRIADOU, M., DAGUZAN, J., 1981 - Etude de l'effet du groupement des individus chez *Theba pisana* (Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). *Malacologia*, 20, n°2: 195-204.

LE GALL, S., 1974 - Déterminisme de la morphogénèse et du cycle du tractus génital mâle externe chez *Crepidula fornicata* Phil. (Mollusque hermaphrodite protandre). *Thèse, Université Caen, AO* 10739, Vol. 1: 282p.; Vol. 11: 40 fig., 32 pl.

LUSIS, O., 1966 - Changes induced in the reproductive system of *Arion ater rufus* L. by varying environmental conditions. *Proc. Malac. Soc. London* 37: 19-26.

MARIJKE de JONG-BRINK, J.P., ter BORG, MARION J.M., BERGAMIN-SASSEN, H.H. BOER, 1979 - Histology and histochemistry of the reproductive tract of the pulmonate snail, *Bulinus truncatus*, with observations on the effects of castration on its growth and histology. *Intern. J. Invert. Reprod.* 1: 41-56.

VAN MINNEN, J., REICHELT, D., 1980 - Neuronal regulation of the activity of neuro-secretory cells in the lateral lobes of the cerebral ganglion of the pond snail *Lymnaea stagnalis* with particular reference to the Canopy Cell. *Proc. KKL.nederl. Akad. Wetensch, C, NLD,* 83, n°1: 1-13.

VAN MINNEN, J., REICHELT, D., 1980 - Effects of photoperiod on the activity of neuro-secretory cells in the lateral lobes of the cerebral ganglia of the pond snail *Lymnaea stagnalis*, with particular reference to the *Canopy Cell. Proc. KKL. nederl. Akad. Wetensch., C, NLD,* 83, n°1: 15-24.

MOOIJ-VOGELAAR, J.W., VAN DER STEEN, W.J., 1973 - Effects of density on feeding and growth in the pond snail *Lymnaea stagnalis* (L). *Proc. kkl. neder. Akad. Wetensch. Netherl.* 76, n°1: 61-68.

MOOIJ-VOGELAAR, J.W., VAN DER STEEN, W.J., 1973 - Effects of density levels and changes in density levels on reproduction, feeding and growth in the pond snail *Lymnaea stagnalis* (L). *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. C.* 76: 245-256.

NEWELL, G.E., 1964 - Physiological Aspects of the Ecology of Intertidal Molluscs. *In Physiology of Mollusca, Vol. I Acad.press:* 59-81.

NDUKU, W.K., HARRISON, A.D., 1976 - Calcium as a limiting factor in the biology of *Biomphalaria pfeifferi* (Krauss) (Gastropoda, Planorbidae). *J. Anim. Ecol.* 49: 143-170.

NOLAND, L.E., CARRIKER, M.R., 1946 - Observation on the biology of the snail *Lymnaea stagnalis appressa* during twenty generations in laboratory culture. *Am. Midland Naturalist,* 36: 467-493.

OOSTERHOFF, L.M., 1977 - Variation in growth rate as an ecological factor in the landsnail *Cepea nemoralis* (L.). *Neth. J. Zool.* 27: 1-132.

PELLUET, D., LANE N.J., 1961 - The relation between neurosecretion and cell differenciation in the ovotestis of slugs (Gasteropoda: Pulmonata). *Can. J. Zool.,* 39: 789-805.

PINEL-ALLOUL, B., 1978 - Ecologie des populations de *Lymnaea catascopium catascopium* (Mollusques, Gastéropodes, Pulmonés) du lac Saint-Louis, près de Montréal, Québec. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 20: 2412-2426.

POLLARD, E., 1975 - Aspects of the ecology of *Helix pomatia* L. *Animal Ecol.* 44

PURCHON, R.D., 1977 - The biology of the Mollusca. *Pergamon Press. Sec. ed.* 560p.

ROUBOS, E.W., 1976 - Neuronal and non-neuronal control of neurosecretory caudo-dorsal cells of the freshwater snail *Lymnaea stagnalis* (L.). *Cell Tissue Res.* 168: 11-31.

SCHALIE,H. (Van der),BERRY, E.G., 1973 - The effects of temperature on growth and reproduction of aquatic snails. *Sterkania,* 50, 92p.

SCHALIE, H. (Van der), BERRY, E.G., 1973 - The effects of temperature on growth and reproduction in aquatic snails. *Malacological Review*, 6: 60.

SCHEERBOOM, J.E.M., 1978 - The influence of food quantity and food quality on assimilation, body growth and egg production in the pond snail *Lymnaea stagnalis* (L.) with particular reference to the haemolymph-glucose concentration. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch.*, C81: 184-197.

SCHEERBOOM, J.E.M., DOGTEROM, A.A., 1978 - The effects of the light green cells and of the lateral lobes on growth and feeding of the pond snail *Lymnaea stagnalis* (L.). *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch.*, C81: 1-8.

SCHEERBOOM, J.E.M., GELDOF, A.A., 1978 - A quantitative study of the assimilation of differentdiets in the pond snail *Lymnaea stagnalis* (L.) introducing a method to prevent coprophagy. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet.*, C81: 173-183.

SEGAL, E., 1961 - Acclimatation in Molluscs. *Ann. Zool.*, 1: 235-244.

SEUGE, J., BLUZAT, R., 1980 - Influence de la densité de population sur la croissance et la fécondité de *Lymnaea stagnalis*. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 105: 234-236.

STERN, G., 1975 - Effet de la température sur la production et la consommation chez *Agriolimax reticulatus* (Müll.) en période de croissance. *Bull. Ecol.*, 6: 501-509.

TARDY, J., 1971 - Etude expérimentale de la régénération germinale après castration chez les Aeolidiidae. *Ann. Sc. Nat. Zool. B.A.*, 12e sér. 1: 91-147.

TARDY, J., 1973 - Effets de la castration sur le tractus génital et la ponte chez les *Aeolidiidae*: Application à la compréhension des mécanismes du contrôle endocrine de la sexualité. *Malacologia*, 14: 129-133.

TARDY, J., 1982 - Action des facteurs externes sur la sexualité des Mollusques Gastéropodes Aquatiques. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 107, 1: 53-70.

TARDY, J., DUFRENNE, M., 1978 - Effets du groupement et du volume disponible sur la sexualité du Mollusque Nudibranche *Eubranchus doriae* (Trinchese 1879). *Haliotis*, 7: 66-68.

TAYLOR, J.W., 1900 - "A monograph of the land freshwater Mollusca of the British Isles", Vol. I Structural and General, 454p. Taylor Bros., Leeds.

THOMAS, J.D., BENJAMIN, M., LOUGH, A., ARAM, R.H., 1974 - The effects of calcium in the external environment on the growth and natalis rates of *Biomphalaria glabrata* (Say). *J. Anim. Ecol.* 43: 839-860.

THOMAS, J.D., LOUGH, A.S., LODGE, R.W., 1975 - The chemical ecology of *Biomphalaria glabrata* (Say) the snail host of *Schistosoma mansoni* Sambon: the search for factors in media conditioned by snails with their growth and reproduction. *J. Appl. Ecol.* 12: 421-436.

VAUGHN, C.M., 1953 - Effects of temperature on hatching and growth of *Lymnaea stagnalis appressa* Say. *Am. Midl. Nat.*, 49, n°1: 214-228.

VIANEY-LIAUD, M., 1975 - La variation pondérale de la croissance de la Limace *Milax gagates* Drap. (Limacidés, Milacinés). *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 116: 5-25.

VICENTE, N., 1969 - II. Histophysiologie du système nerveux des Gastéropodes Opisthobranches. Phénomènes neurosécrétoires. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume, Bull. 46, Fasc. 62.*

WATTEZ, C., DURCHON, M., 1972 - Influence des tentacules oculaires dans la différenciation génitale chez *Arion subfuscus* Draparnaud (Mollusque Gastéropode Pulmoné). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 274: 2328-2331.

WIJDENES, J., RUNHAM, N.W., 1976 - Studies on the function of the dorsal bodies of *Agriolimax reticulatus* (Mollusca, Pulmonata). *Gen. Comp. Endocrinol.* 29: 545-551.

WIJDENES, J., RUNHAM, N.W., 1977 - Studies on the control of growth in *Agriolimax reticulatus* (Mollusca, Pulmonata). *Gen. Comp. Endocrinol.* 31: 154-156.

WILBUR, K.M ., OWEN, G., 1964 - Growth. *In Physiology of Mollusca*, Vol. I, Chap. 7: 211-242.

WILBUR, K.M., YONGE, C.M., 1964 - 1966 - *Physiology of Mollusca, Vol.* I: 473p.
*Physiology of Mollusca, Vol.*II: 645p.

WILLIAMSON, P., CAMERON, R.A., CARTER, M.A., 1976 - Population density affecting adult shell size of *Cepea nemoralis* (L.). *Nature*, 263: 496-497.

WRIGHT, C.A., 1960 - The crowding phenomenon in laboratory colonies of frehwater snails. *Annals Trop. Med. Paras.*, 54: 232-244.

YOM-TOV, T., 1972 - Field experiments on the effect of population density and slope direction on the reproduction of the desert snail *Trochoïdea (Xerocrasea) seetzeni*. *Journ. Anim. Ecol.*, 41: 17-22.

YUNG-SAN LIANG, 1971 - The effect of water quality on laboratory culturing of *Biomphalaria pfeifferi* and *Bulinus globosus*. *Mollusk Seminar, Ann Arbor*, p.11.

Haliotis,12, 1982
p. 111 à 122.

# PRODUCTION ET CYCLE REPRODUCTEUR DE L'ESCARGOT ACHATINA FULICA BOWDICH, 1822 EN NOUVELLE CALEDONIE (PULMONATA : STYLOMMATOPHORA : ACHATINIDAE)

par Simon TILLIER

* Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et Malacologie
Muséum national d'Histoire naturelle, 55 rue Buffon, 75005-PARIS

ABSTRACT : PRODUCTION AND REPRODUCTIVE CYCLE OF THE GIANT AFRICAN LAND SNAIL, ACHATINA FULICA BOWDICH,1822 IN NEW CALEDONIA (PULMONATA : STYLOMMATOPHORA : ACHATINIDAE).

The giant african land snail, Achatina fulica Bowdich, 1822 has been introduced in New Caledonia where a single population was first recorded in 1972 in Noumea . In 1981 it had spread over most secondarized lowland environments of the mainland and of the Loyalty Islands, where its total biomass could be estimated about 19000 tons. Its reproductive cycle involves two generations a year, with one brood in february and another one in november. Mortality rates appear to be very high in breeds or newly born snails, on one hand ; and in young nature snails having bred once, on the other hand : in New Caledonia Achatina fulica is a typical r-strategist.

Originaire d'Afrique orientale, l'escargot Achatina fulica Bowdich,1822 a été introduit par l'homme depuis le XVIIIème siècle dans presque tous les territoires de l'Indo-Pacifique situés entre 30 degrés de latitude nord et 30 degrés de latitude sud . Il se nourrit aussi bien de plantes décomposées que de plantes vertes tendres et de charognes. Dans les régions agricoles, il s'attaque aux plantes vivrières et tout particulièrement aux ignames. Il a été signalé pour la première fois en Nouvelle Calédonie à Nouméa, en 1972. En 1980 il avait envahi presque toutes les régions habitées du territoire, où il causait des dégâts considérables dans les plantations.

Face à cette situation, les autorités territoriales de Nouvelle Calédonie ont demandé au Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et de Malacologie du Muséum, dont les chercheurs s'intéressent depuis plusieurs années à la malacofaune terrestre du territoire, d'organiser et d'effectuer une mission d'estimation de l'impact et des stocks d'Achatina fulica en Nouvelle Calédonie et Dépendances. Cette mission devait être effectuée en deux mois, de janvier à mars 1981.

Le problème qui nous a été posé peut être ramené, indépendamment de ses implications économiques, à celui de la dynamique des populations d'achatines, qui possède une dimension temporelle qu'il est impossible d'appréhender directement en deux mois. Les résultats qui sont présentés ici ne reposent donc pas sur des observations suivies, mais sur une série d'approximations et d'analogies. C'est la raison pour laquelle ils ne sont pas discutés ici autant qu'il le conviendrait dans un article scientifique. Cependant, les approximations sur lesquelles ces résultats sont fondés sont vérifiables et les modèles proposés sont testables. Compte tenu de l'absence de données de ce type sur l'achatine , il me semble utile de publier ces résultats. A cause de ces approximations, il n'a pas semblé utile d'employer des méthode statistiques élaborées qui donneraient une illusion de fiabilité à des résultats fondés sur des hypothèses le plus souvent ténues.

METHODES ET TECHNIQUES

La méthode des quadrats a été choisie comme étant celle qui nous donne une image représentative de l'état des populations à un instant donné tout en permettant des extrapolations. Les dimensions des quadrats, déterminées empiriquement de façon qu'une augmentation de ces dimensions n'entraîne pas de changement significatif des résultats, sont de 5 m x 5 m . Dans ces quadrats toutes les achatines ont été récoltées, après débroussaillage et balayage du sol. Tous les animaux vivants ont été pesés dans cet état, ce qui introduit dès le départ une marge d'incertitude importante due aux différences de la proportion d'eau dans les animaux. La hauteur et le diamètre de toutes les coquilles ont été mesurés avec une précision de $\pm$ 0.5 mm . Autant de données que possible ont aussi été collectées (localisation précise, type de sol, type de végétation ou de culture, climat, etc...). L'ensemble de ces données a été saisi sur cartes perforées au Centre ORSTOM de Nouméa et analysé statistiquement au laboratoire de Statistiques de l'Université Paris VI. Les résultats qui sont présentés ici n'utilisent que les histogrammes établis d'après ces données.

Les stations étudiées auraient dû, en toute rigueur, être très nombreuses et choisies au hasard. Comme il est impossible en deux mois d'étudier plus d'une cinquantaine de quadrats dans un territoire aussi vaste que la Nouvelle Calédonie, nous avons au contraire choisi soigneusement nos stations pour qu'elles soient comparables entre elles et représentatives des milieux rencontrés dans chaque région. Cette dernière condition est la plus importante pour permettre des extrapolations nécessairement approximatives des données collectées dans les quadrats. La figure 1 et le tableau 1 montrent la liste, la localisation et les caractéristiques des stations.

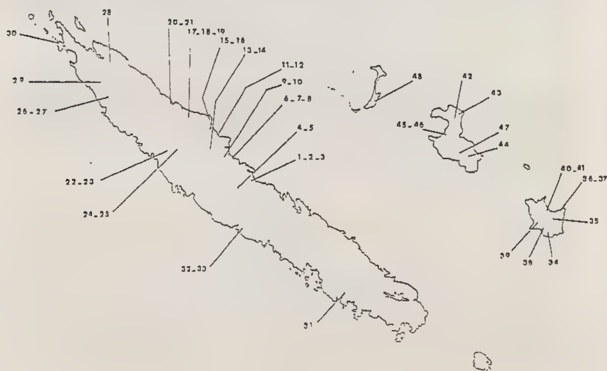



FIGURE 1. carte des stations (liste, tableau 1)

Tableau I . Liste des stations (carte, fig.1). Pl : pluviosité moyenne annuelle.
Déterminations des sols par M.LATHAM, Centre ORSTOM, Nouméa .

N°1,2 et 3 : WARAI, dans la tribu, de part et d'autre de la route. Pl = 1842mm. 13.1.81 . Sol peu évolué d'apport rendziniforme sur sable calcaire.
n°1 : jachère (hautes herbes + bananiers)
n°2 : ignames ; Molluscicides depuis une semaine
n°3 : manioc

N°4 et 5 : NESSA KOUYA, 13.1.81 . Pl = 1800mm . Sol peu évolué d'apport sur alluvions récentes.
n°4 : jachère, près de la route, à la limite de Nédivin. (broussailles : framboisiers + hautes herbes ; bananiers ; cannes à sucre)
n°5 : ancienne tribu de Nessa Kouya, fond de vallée, jeune caférie

N°6, 7 et 8 : PONERIHOUEN, bord de mer, 15.1.81 . Pl = 2714mm . Sol persialitique désaturé sur schistes
n°6 : ignames ; achatines tuées par les Molluscicides
n°7 : ignames ; vivantes
n°8 : jachère le long du champ (herbes)

N°9 et 10 : GRONDU, le long de la Nimbaye, 15.1.81 . Pl = 2714mm . Sol peu évolué d'apport sur alluvions récentes
n°9 : jeune caférie, avec plante de couverture bien développée
n°10 : ignames; ramassage irrégulier des achatines

N°11 et 12 : TIETI, le long de la route, du côté de la mer . 17.1.81 . Pl = 3000mm . Sol peu évolué d'apport rendziniforme sur sable calcaire.
n°11 : ignames ; achatines tuées par les Molluscicides
n°12 : Jachère le long du champ (herbes, bananiers)

N°13 et 14 : TCHAMBA, en contrebas de la route, en aval de la tribu . Pl = 2592mm . 17.1.81 . Sol peu évolué d'apport sur alluvions récentes
n°13 : ignames + connes à sucre
n°14 : jachère (herbes)

N°15 et 16 : KOE, entre la route et la mer, près de l'aéroport. Pl = 2700mm . 19.1.81 . Sol peu évolué d'apport rendziniforme sur sable calcaire
n°15 : jachère (mimosas + herbes); vivants
n°16 : idem, morts

N°17, 18 et 19 : OUANACHE, dans la tribu . Pl = 2500mm . 19.1.81 . Sol persialitique désaturé sur schistes
n°17 : caférie sous ombrage, bien entretenue
n°18 : jeune caférie, pas nettoyée (6 mois)
n°19 : ignames ; achatines tuées par les Molluscicides (1 semaine avant récolte)

N°20 et 21 : OUARE, dans la tribu près de la mission. Pl = 2300mm . 20.1.81 . Sol peu évolué d'apport rendziniforme sur sable calcaire
n°20 : jachère (mimosa + herbes)
n°21 : idem, morts

N°22 et 23 : POMENI (KONE) . Pl = 1200mm . 27.1.81 . Sol peu évolué d'apport sur alluvions récentes
n°22 : petite bananeraie (herbes en touffes)
n°23 : caférie sous ombrage

N°24 et 25 : POINDA, fond de vallée 1 Km en aval de la tribu. Pl = 1300mm . 27.1.81 . Sol persialitique désaturé sur schiste
n°24 : ignames; achatines tuées par les Molluscicides (depuis la veille) sous-échantillonnage : 99 mesurés pour 626 récoltés
n°25 : jachère le long du champ (mimosas, sol nu)

N°26 et 27 : KAALA GOMEN, route de Ouéholle. Pl = 1150mm . Sol peu évolué d'apport sur alluvions récentes
n°26 : ancienne caférie
n°27 : paturage propriété Lepigeon ; brousse basse à lantana

N°28 : OUEGOA, bord du Diahot à 300 m au NW du bac . Pl = 1444mm . 29.1.81 . Sol peu évolué d'apport sur alluvions récentes . Petite bananeraie (herbes basses)

N°29 : GROTTES DE KOUMAC, forêt sèche dégradée sur calcaire . Pl = 1100mm . 29.1.81 . Echantillonnage = 1/2 quadrat = 12.5m$^2$ rendzine sur calcaire

N°30 : POUM, jardin broussailleux dans le village (quelques mimosas + herbes hautes) . Pl = 1388mm . 30.1.81 . Sol peu évolué d'apport sur colluvions d'origine minière

N°31 : PAITA, décharge (remblai avec mimosas). Pl = 1267mm . 19.2.81 .

N°32 et 33 : Centre de recherches de NESSADIOU . Pl = 1220mm . 24.2.81 . Sol brun eutrophe vertique sur colluvions
n°32 : champ de sorgho (1980)
n°33 : brousse à mimosas le long du champ (sol nu)

N°34 : MARE-WABAO, forêt sur calcaire en haut de falaise. Sol peu évolué d'érosion lithique sur calcaire . Pl = 1280mm . 8.2.81

N°35 : MARE-RAWA, grande tarodière sous ombrage. Pl = 1600mm . 9.2.81 . Sol brun eutrophe sur basalte

N°36 et 37 : MARE WAKONE . Pl = 1600mm . 9.2.81 . Sol bauxitique par poches sur calcaire
n°36 : ignames (rampants) et taros
n°37 : jachère (broussailles de 2m de haut environ)

N°38 : MARE WABAO, forêt dégradée sur calcaire près de la carrière . Pl = 1280mm . 10.2.81 . Sol bauxitique par poches sur calcaire

N°39 : MARE TADINE, forêt sur calcaire en haut de falaise . Pl = 1300mm . 10.2.81 . Sol bauxitique par poches de calcaire

N°40 et 41 : MARE-MENAKOU, tribu . Pl= 1500mm . 11.2.81 . Sol bauxitique par poches sur calcaire
n°40 : jachère (bananiers et buissons, sol nu)
n°41 : jachère (mimosas, sol nu)

N°42 : LIFOU-KOUMO, 2 Km W bifurcation Wanaham, forêt sur calcaire le long de la route . Pl = 1700mm . 15.2.81 . Sol bauxitique par poches sur calcaire

N°43 : LIFOU entre NETCHAOM et WANAHAM, brousse à arbustes et broussailles le long de la route. Pl = 1700mm . 15.2.81 . Sol bauxitique par poches sur calcaire

N°44 : LIFOU-WIWATOUL, brousse à arbustes, buissons et fougères (litière) . Pl = 1280mm. 16.2.81 . Sol bauxitique par poches sur calcaire

N°45 et 46 : LIFOU-HAPETRA . Pl = 1400mm. 16.2.81 . Sol bauxitique sur calcaire
n°45 : jeune caférie (un an), partiellement nettoyée
(ramassage d'achatines une semaine avant)
n°46 : champ de patates et manioc (nettoyé une semaine avant ; entouré d'une brousse arbustive)

N°47 : LIFOU-HMELEK, jachère à 500m W tribu (depuis 2 ans ; petits buissons, sol presque nu). Pl = 1500mm . 16.2.81 . Sol bauxitique assez épais sur calcaire

N°48 : OUVEA-OULOUP, forêt basse sur calcaire le long de la route à 200m de l'aéroport . Pl = 1531mm . 18.2.81 . Sol bauxitique peu épais sur calcaire

REPARTITION ET BIOMASSE DES ACHATINES EN JANVIER-FEVRIER 1981

Il est clair que les populations d'achatines ne sont pas actuellement en équilibre, et que l'invasion est loin d'être terminée. D'une façon générale on peut s'attendre à ce que leur aire de répartition sur le territoire s'agrandisse et que les densités diminuent dans les années qui viennent. La colonisation est encore dans sa phase d'explosion (MEAD,1979). En 1981 on ne trouvait d'achatines que dans les milieux secondarisés : cultures, jachères, milieux rudéraux ; mais on ne peut pas affirmer que dans une phase ultérieure elles ne s'étendront pas dans les milieux primaires, ce qui constituerait une catastrophe écologique de première grandeur (la Nouvelle Calédonie est une des régions du monde où l'endémisme est le plus fréquent, particulièrement en ce qui concerne les Mollusques terrestres).

On observe sur le territoire d'importantes variations des densités des populations d'achatines en fonction du climat et de la pédologie. Cependant les stations peuvent être regroupées dans des régions où ces conditions sont en première approximation homogènes :

- Côte Nord-Est (de Houaîlou à Hienghène) : station 1 à 21 .
- Côte Sud-Est (de Houaîlou à Goro) : pas de stations (impact économique relativement peu important et temps limité). Pour calculer les biomasses j'ai utilisé les chiffres moyens de la Grande Terre.
- Région Nord : stations 27 à 30
- Côte Nord-Ouest (de Bourail à Kaala-Gomen) : stations 22-25 .
- Côte Sud-Ouest (de Bourail à Nouméa) : stations 31 à 33 .
- Iles Belep et Ile des Pins : pas infestées début 1981 .
- Iles Loyauté : Ile Maré, stations 34 à 41 ; Ile Lifou, stations 42 à 46 ; Ile Ouvea, station 48 .

Pour estimer la biomasse des achatines, la surface cultivée et la surface des jachères ont d'abord été estimées dans chaque région ; puis la moyenne des biomasses mesurées dans chaque région ; puis la moyenne des biomasses mesurées dans chaque région et dans chaque type d'environnement a été extrapolée à ces surfaces. L'estimation des surfaces cultivées et des jachères a été faite en utilisant d'une part les données d'ANTHEAUME (in ORSTOM, Atlas de la Nouvelle Calédonie), et d'autre part les données du recensement de 1976 analysées par FRIMIGACCI (1977).

Dans les résultats présentés Tableau 2, la biomasse des adultes, définis ici comme les individus dont la coquille a une longueur supérieure à 60mm, a été distinguée de la biomasse totale. Dans cette estimation il n'a pas été tenu compte des milieux secondaires autres que les terres cultivées et cultivables (bords de route, jardins, etc...), mais par ailleurs la totalité des terres cultivables n'est pas envahie. La comparaison à l'échelle locale des estimations avec les quantités effectivement récoltées lors des campagnes de ramassage montre que ces deux erreurs se compensent probablement mutuellement.

On voit qu'en janvier-février 1981, les achatines représentait sur l'ensemble du territoire une biomasse de l'ordre de 19000 tonnes . D'après des calculs non reproduits ici, une telle biomasse pourrait fournir une production d'achatines préparées de plusieurs

centaines de tonnes annuellement, si les problèmes pratiques d'exploitation pouvaient être résolus.

Le problème principal posé par ces chiffres est celui de leur constance au cours du temps, car l'effet des microvariations spaciales a probablement été éliminé par l'utilisation de valeurs moyennes régionales. Si les hypothèses sur le cycle reproducteur présentées plus loin sont vérifiées, on peut s'attendre à ce que les chiffres présentés ici correspondent à des maxima saisonniers. Il est probable que la biomasse des adultes et la biomasse totale sont relativement faibles en novembre, croissent régulièrement jusqu'en janvier, puis restent pratiquement constantes jusqu'en mars avril avant de décroître pendant la saison sèche.

Sur chacune des Iles Loyauté, Maré et Lifou, la biomasse des adultes est pratiquement égale à la biomasse totale des adultes sur toute la Grande Terre. Pourtant les surfaces infestées y ont été plutôt sous-estimées, et l'échantillonnage y est probablement plus représentatif. Ceci est dû en partie au fait que la densité moyenne est plus forte aux Loyauté, mais aussi au fait que les adultes y représentent une fraction plus importante de la biomasse totale : 53 % aux Loyauté, 41 % en moyenne sur la Grande Terre. Sur la Grande Terre on peut aussi remarquer que c'est sur la côte Ouest, là où les densités des populations sont les plus faibles, que les adultes forment la proportion la plus faible de cette biomasse (30 %) : il est possible que la proportion des juvéniles dans les populations soit dépendante de la densité.

| | Surface infestée | Biomasse moyenne | Biomasse totale | Biomasse adultes |
|---|---|---|---|---|
| Côte Est ( de Houaîlou à Hienghène) | 8000 ha. | 0.324 T/ha | 2650 T. | 1420 T. |
| Région Nord ( Koumac et Puébo inclus) | 3400 ha. | 0.527 T/ha | 1771 T. | 580 T. |
| Côte Ouest ( de Bourail à Gomen) | 1950 ha. | 0.373 T/ha | 750 T. | 224 T. |
| Côte Ouest ( Sud de Bourail) | 2500 ha. | 0.004 T/ha | 100 T. | 37 T.? |
| Côte Est ( Sud de Houaîlou) | 4000 ha.? | 0.437 T/ha ? | 1750 T.? | 650 T.? |
| Iles Loyauté | 15500 ha. | 0.778 T/ha | 12000 T. | 6400 T. |

TABLEAU 2 . Estimation de la biomasse totale et de la biomasse des achatines adultes dans les régions infestées de Nouvelle Calédonie (surfaces en hectares : ha ; poids vivant en tonnes : T).

CROISSANCE ET CYCLE REPRODUCTEUR

Croissance : Il n'a pas été matériellement possible de faire des observations directes sur la croissance des achatines en deux mois. Ce sont donc les données de KONDO (1964) qui ont été utilisées. Cette courbe de croissance est reproduite ici, Fig.2 . Seule la longueur des coquilles a été utilisée ici, car la longueur des coquilles, leur diamètre et le poids des animaux vivants sont corrélés.

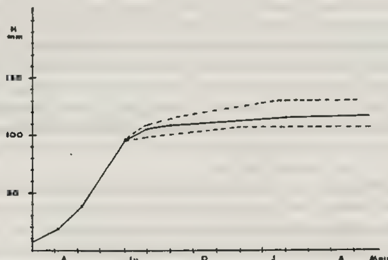



FIGURE 2 . Croissance de la longueur de la coquille d'*Achatina fulica* à Hawaï d'après KONDO (1964).

Nos données biométriques sont compatibles avec celles de KONDO, mais cela n'implique pas nécessairement que le taux de croissance est le même à Hawaï et en Nouvelle Calédonie. Si une différence significative apparaissait, certaines des conclusions qui suivent devraient être revues. Cette courbe ne peut être appliquée à nos données qu'en tenant compte de deux remarques préliminaires :

– Cette courbe représente une croissance continue observée au laboratoire. Dans la nature, il n'est pas absurde de supposer que les jeunes achatines ne grandissent que pendant leurs périodes d'activité ; or nous savons par observation directe que les achatines ne sont actives que lors des périodes de pluie. Les données climatologiques ont été publiées par l'ORSTOM dans l'Atlas de la Nouvelle Calédonie (1981). Partant de ces observations deux modèles sont possibles : soit le taux de croissance est nul pendant la période d'estivation (avril à novembre) correspondant à la saison sèche, et il est proche du taux de croissance obtenu par KONDO dans des conditions optimales pendant la saison humide (novembre à mi-avril) ; soit il varie au cours de l'année en étant proportionnel à la pluviosité mensuelle, le taux obtenu expérimentalement n'étant observé que pendant les mois dont la pluviosité est maximale. Nous verrons plus loin que le premier modèle

est plus conforme aux observations que le second.

Les achatines sont, en Nouvelle Calédonie, sexuellement matures pour des tailles inférieures à celles mentionnées par KONDO, et les animaux dont la coquille a une longueur supérieure à 100 mm sont exceptionnels (moins de un pour mille) : il est vraisemblable que la partie supérieure de la courbe de KONDO doit être, en Nouvelle Calédonie, légèrement décalée vers le bas. De plus, il est probable que la taille pour laquelle les achatines sont matures varie dans les différentes populations en fonction de facteurs intrinsèques (hérédité, densités ...) ou extrinsèques (conditions climatiques ...) que nous n'avons pas appréhendés.

Reproduction et fécondité : d'après toutes les données bibliographiques (synthétisées par MEAD,1979), les achatines sont sexuellement matures pour une longueur de coquille d'environ soixante millimètres. Nous avons observé en Nouvelle Calédonie des individus de 58 mm de long contenant des oeufs, et des individus de 55 mm de long en train de copuler. En ce qui concerne ces derniers MEAD (op.cit.) a déjà observé que l'espèce est hermaphrodite protandre et que des petits individus jeunes peuvent s'accoupler et féconder leur partenaire tout en stockant le sperme de celui-ci jusqu'à la maturation complète de la partie femelle de leur appareil génital.

A Nouméa, la première ponte a lieu environ trois semaines après l'accouplement (observations de M.DEJEAN). Les oeufs éclosent environ quarante huit heures après la ponte. Il semble que ces durées ne sont pas constantes, et il est possible qu'en particulier le temps d'incubation in utero puisse être ajusté en fonction des conditions de l'environnement. Après la première ponte, chaque achatine continue à pondre une fois par mois. Le nombre d'oeufs par ponte est en moyenne de cent cinquante ; il varie de quelques dizaines à plusieurs centaines et augmente au cours de la période de fécondité (MEAD, op.cit.). En Nouvelle Calédonie, le nombre de gros adultes, d'une longueur de coquille supérieure à 65-70 mm, est faible (Fig.3). Il est probable qu'une forte proportion des adultes meurt après la première ponte, et que ceux-ci n'atteignent qu'exceptionnellement leur taille stabilisée d'adultes qui serait d'au moins 85 mm . Dans cette hypothèse peu d'individus pondent plus d'une fois.

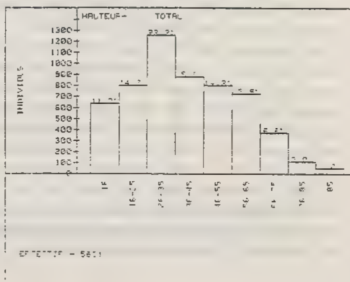



FIGURE 3. Histogramme des longueurs de coquille de toutes les achatines récoltées en janvier-février 1981 (hauteur en mm en abscisses) .

<u>Cycle reproducteur</u> : les observations portent sur une période trop brève pour qu'il soit possible de faire plus qu'une extrapolation à partir des données et des hypothèses qui précèdent et des observations suivantes :

- Les agriculteurs des régions infestées ne voient pas d'achatines pendant l'hiver austral, qui est la saison sèche, d'avril-mai à décembre inclus : soit les animaux estivent pendant cette période, soit ils sont en majorité trop petits pour être remarqués et gênants ;
- Dans presque toutes les stations, les histogrammes des tailles des animaux récoltés vivants sont bimodaux. Les deux classes modales principales correspondent l'une à des adultes de 56 à 75 mm de long, l'autre à des juvéniles de 16 à 45 mm de long, suivant les localités et la date de récolte. Ces modes correspondent à des durées de croissance <u>continue</u> d'environ trois mois pour les adultes, et de un à deux mois pour les juvéniles (Fig.2);
- Nous avons observé en janvier-février des accouplements en masse auxquels vont correspondre des pontes en série en février-mars ;
- La pluviosité varie selon les régions, mais elle est partout maximale en janvier et minimale en octobre, avec généralement un regain en juin (ORSTOM, Atlas de la Nouvelle Calédonie) ;
- Les animaux pondent en moyenne pour la première fois lorsque leur coquille a 60 mm de long.

L'application directe de ces données, faite en corrigeant le taux de croissance mensuel en fonction de la pluviosité, fournit un modèle de cycle à quatre générations par an. Un tel cycle correspondrait nécessairement à des abondances maximales des gros individus entre avril et décembre, et ce modèle peut donc être rejeté.

Un cycle à une seule génération par an est également improbable, car il implique une durée totale de croissance de deux ans avant la première ponte compte tenu de la bimodalité des histogrammes des longueurs de coquille. Un tel cycle apparait incompatible avec la vitesse d'expansion observée des populations d'achatines sur le territoire.

L'hypothèse qui apparaît la plus vraisemblable est celle d'un cycle à deux générations par an : l'une née en novembre après la saison sèche, l'autre née en février après la vague d'accouplements correspondant au maximum de la pluviosité (Fig.4) . Dans cette hypothèse la croissance des animaux nés en novembre, qui ont une trentaine de millimètres de long en janvier, se déroule dans des conditions favorisées par l'augmentation régulière de la pluviosité jusqu'en janvier. Ils atteignent la maturité sexuelle à la fin de la saison humide et entrent en estivation. Si l'on admet que les oeufs fécondés ou le sperme peuvent être retenus jusqu'à ce que les conditions soient favorables à la ponte, on peut faire l'hypothèse qu'ils s'accouplent lors du regain humide du mois de juin ; autrement ils ne s'accouplent qu'en début de saison humide (novembre). Dans tous les cas cette génération pond fin novembre. Les animaux nés en février n'ont probablement pas plus d'une vingtaine de millimètres de long en avril, lors du début de la période d'estivation. Leur croissance reprend en novembre et ils sont prêts à s'accoupler et à pondre en janvier, lorsque la pluviosité est maximale. Le fait que seulement un pour cent de toutes les achatines récoltées ont plus de 85 mm de long suggère que la plupart des animaux meurent après

la première ponte, au plus après la seconde ; dans ce dernier cas, cette deuxième ponte est perdue dans le cas de la génération de février qui pondrait en début de saison sèche, et la deuxième ponte de la génération de novembre serait confondue avec la première ponte de la génération de février.

On ne peut rejeter définitivement l'hypothèse suivant laquelle la génération mesurant de vingt à trente millimètres de long en janvier est le résultat d'une vague de pontes correspondant au regain humide du mois de juin, bien qu'il semble improbable que des nouveaux-nés puissent estiver de juillet à octobre. Dans cette hypothèse, les histogrammes des dimensions en janvier devraient être unimodaux dans les régions où ce regain humide n'existe pas ; mais les données climatologiques disponibles ne sont pas suffisamment précises pour permettre ce test.

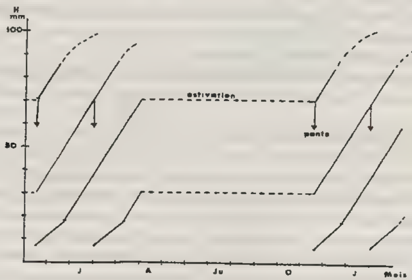



FIGURE 4. Cycle probable d'Achatina fulica en Nouvelle Calédonie (mois de l'année en abscisses, longueur de la coquille en ordonnées).

Mortalité : en admettant d'une part l'existence de deux générations par an, et d'autre part que la situation observée en janvier-février 1981 correspond à un équilibre, ce qui constitue une très grossière approximation, on peut décomposer l'histogramme des longueurs de coquille de tous les animaux récoltés (Fig.3) en plusieurs histogrammes dont chacun correspond à une génération (Fig.5). Dans la construction il a été supposé que la distribution des longueurs de chaque génération est approximativement symétrique de part et d'autre de la moyenne. Les moyennes pour chaque génération sont 30, 60 et 80 mm, et correspondent aux moyennes des valeurs modales observées dans les différentes stations. Pour simplifier on a aussi supposé une amplitude minimale de chacun des histogrammes.

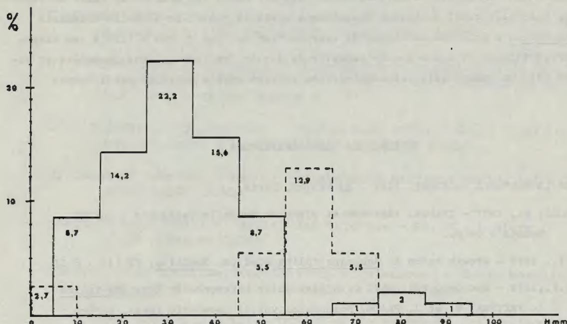



FIGURE 5. Décomposition hypothétique en générations de l'histogramme des longueurs de toutes les achatines récoltées en janvier-février 1981 .

Si l'on admet toutes ces approximations, chaque génération est représentée par le pourcentage suivant en janvier-février (pourcentage du nombre total d'individus) :

- 2.7 % de nouveaux-nés (proportion manifestement sous-estimée) ;
- 69.4 % nés en novembre 1980, après la saison sèche ;
- 23.9 % nés en février-mars 1980, en fin de saison humide ;
- 4 % nés en novembre 1979 ;
- Moins de 0,01 % nés en février-mars 1979 ou avant : pratiquement aucun adulte ne survit plus d'une quinzaine de mois, soit environ huit mois de vie active.

Si la situation est stabilisée d'une année à l'autre, on voit que la proportion d'animaux de la génération de novembre passe de 70 % à 4 % entre le stade juvénile de 30 mm et le stade adulte de 80 mm : pour cette génération, moins d'un juvénile de 30 mm en janvier survit à la fin de la saison humide, à l'estivation, à la première ponte et au début de la saison humide suivante. Si les deux générations annuelles ont des taux de mortalité semblables (mais rien n'est moins sûr), environ cinq adultes sur six au total meurent après la première ponte, alors qu'un subadulte sur deux est mort à la saison sèche, entre mars et octobre. Si chaque adulte pond en moyenne cent cinquante oeufs, on obtient au plus un juvénile de trois mois pour cinquante oeufs pondus : c'est soit parmi les pontes elles-même , soit parmi les nouveaux-nés que la mortalité est la plus forte. De ces juvéniles un sur

deux meurt avant la ponte. La mortalité est minimale parmi les adultes en phase de reproduction, puis elle croît à nouveau brutalement après la ponte. En Nouvelle Calédonie Achatina fulica a donc une stratégie de reproduction de type r, qui alliée à ses caractères progénétiques et à une grande capacité de survie dans des milieux instables et variés, en fait un remarquable colonisateur des environnements modifiés par l'homme.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES


ATLAS DE LA NOUVELLE CALEDONIE,1981 - Ed.ORSTOM, Paris.

FRIMIGACCI, D., 1977 - Tribus, réserves et clans de Nouvelle Calédonie . ORSTOM, Nouméa : 65 pp.

KONDO, Y., 1964 - Growth rates in Achatina fulica Bowdich. Nautilus, 78 (1) : 6-15 .

MEAD, A.R.,1979 - Economic Malacoly, with particular reference to Achatina fulica . in FRETTER, V. et J. PEAKE, Pulmonates vol.2B .Academic Press, London : 150 pp.




## COMITE DE LECTURE DE LA REVUE "HALIOTIS"



